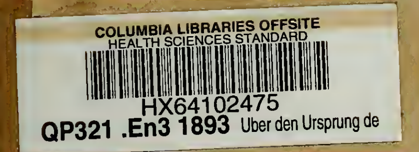



RECAP

Frederic S. Lee
Frederic S. Lee
Columbia University
New York

ÜBER DEN

# URSPRUNG DER MUSKELKRAFT

VON

TH. W. ENGELMANN

MIT VIER FIGUREN IM TEXT

ZWEITE, VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1893.

QP321 En5
1893

Columbia University
in the City of New York

College of Physicians and Surgeons

Library




GIFT OF

Frederick S. Lee

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Open Knowledge Commons (for the Medical Heritage Library project)

http://www.archive.org/details/berdenursprung00enge

ÜBER DEN

# URSPRUNG DER MUSKELKRAFT

VON

TH. W. ENGELMANN

MIT VIER FIGUREN IM TEXT

ZWEITE VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1893.

QP321
Em3
18[illegible]

*Alle Rechte vorbehalten.*

JAN 22 1945 RIK

In dem folgenden Versuche, das alte Problem des Ursprungs der Muskelkraft zu lösen, gehe ich von der Voraussetzung aus, dass die letzte Quelle dieser Kraft in der physiologischen Verbrennung (Spaltung, Oxydation) von Muskelbestandtheilen liegt und dass bei der Verwandlung der hierbei verschwindenden potentiellen chemischen Energie in mechanische (elastische Spannung, mechanische Arbeit) das Gesetz der Erhaltung der Kraft Giltigkeit hat. Ueber die Berechtigung dieser Voraussetzungen besteht kein Meinungsunterschied. Um so mehr über die Frage, auf welchem Wege aus dem chemischen Arbeitsvermögen, das infolge der Reizung im Muskel verschwindet, die Kraft der Verkürzung entsteht: ob direct durch chemische Anziehung, oder durch Vermittelung von Wärme, oder mittels electrischer Energie, oder auf mehreren dieser Wege zugleich. Aufgabe.

Viele Physiologen scheinen den ersten Weg für den wahrscheinlichsten zu halten. In seiner berühmten Abhandlung über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen deutet E. PFLÜGER[1] eine solche Vorstellung an; in wesentlich gleichem Sinne äussert sich AD. FICK[2], wenn er auf Grund thermodynamischer Thatsachen und Erwägungen Ist die Muskelkraft eine directe Aeusserung chemischer Affinität?

[1] Archiv für die ges. Physiologie u. s. w. von E. PFLÜGER 10. Band, 1875, S. 329 u. 641.

[2] AD. FICK, Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1882. S. 158.

schliesst: »es müssen . . . die chemischen Anziehungskräfte von vorn herein schon mehr oder weniger im Sinne der zu erzielenden mechanischen Wirkungen geordnet und unmittelbar an dieser betheiligt sein«; auch A. CHAUVEAU[1] kommt in seinen inhaltreichen Untersuchungen über die Muskelarbeit zu dem Ergebniss: »la contraction musculaire est une dérivation directe du travail chimique«, und ganz neuerdings hat MAX VERWORN[2], von Beobachtungen an contractilem Protoplasma ausgehend, die chemische Affinität allgemein als directe mechanische Ursache aller Contractionserscheinungen erklärt und diesen Gedanken im Einzelnen bei den verschiedenen Formen thierischer Bewegung (Protoplasma-, Flimmer- und Muskelbewegung) durchzuführen versucht.

Ich sehe einen principiellen Einwand gegen jede derartige Hypothese in dem Umstand, dass bei der einzelnen Contraction immer nur ein relativ unendlich kleiner Bruchtheil der Muskelsubstanz chemisch thätig ist. Der Muskel besteht zu 70—80% und mehr aus Wasser, übrigens aus Stoffen (Eiweiss, Salze u. s. w.), von denen die weitaus grösste Masse bei der Verkürzung nicht nachweisbar chemisch betheiligt ist. Es können also nur relativ sehr wenige Moleküle als Energiequellen in Betracht kommen. Und von diesen wiederum functionirt im Allgemeinen in jedem Augenblicke immer nur eine sehr kleine Zahl, keineswegs alle gleichzeitig. Nehmen wir beispielsweise an, ein Muskel werde bei einer bestimmten Zuckung 0.001° C. wärmer, dann ist — die specifische Wärme des Muskels übertrieben hoch gleich der des Wassers gesetzt — hierzu eine Wärmemenge von 0.001 Calorie für das Gramm Muskelsubstanz erforderlich gewesen, eine Menge die erwiesenermaassen nur aus chemischem Arbeitsvermögen stammen kann. Berechnet man die Quantität Substanz, deren Verbrennung diese Wärmemenge liefern

[1] A. CHAUVEAU, le travail musculaire et l'énergie qu'il représente. Paris. 1891. p. 324.

[2] MAX VERWORN, die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.

könnte, so kommt man, gleichviel ob man Oxydation oder Spaltung von Kohlehydraten, von Fetten oder Eiweisskörpern als wärmeerzeugenden Process annimmt, zu dem Resultat, dass nur ein verschwindender Bruchtheil der Muskelmasse für Contractionszwecke verfügbare Energie geliefert haben kann. Lieferte beispielsweise Verbrennung eines Kohlehydrats zu $CO_2$ und $H_2O$ diese Energie, so ist — die Verbrennungswärme von 1 g Kohlehydrat zu rund 4000 cal. gerechnet — in jedem Gramm Muskelsubstanz nicht mehr als etwa $^1/_{4000}$ Milligramm verbrannt worden[1]. Es kann also nur etwa ein Viermilliontel der Masse als Quelle der im betreffenden Falle durch den Reiz ausgelösten actuellen Energie, und somit nach obiger Voraussetzung als Sitz directer Anziehungskraft in Betracht kommen. Welche irgend zulässige Vorstellung man sich nun aber auch machen möge über Form, Grösse, Wirkungssphäre, Bewegungszustand und über die specielle Lagerung dieses Viermilliontels in Bezug auf die übrige nur als passiv beweglich zu betrachtende weiche, wasserreiche Masse — ich vermag nicht einzusehen, wie durch directe chemische Anziehung von diesem einen Theilchen aus die ganze Masse der übrigen 3 999 999 in Bewegung sollte gebracht werden können.

Ich vermag dies auch nicht, nachdem AD. FICK[2], in Veranlassung dieser Bedenken jetzt näher geschildert hat, wie man sich den Verkürzungsvorgang etwa zu denken habe, wenn »die chemischen Anziehungskräfte im Sinne des Muskelzugs geordnet, unmittelbar mechanisch zur Wirkung kommen«. Er sagt: »In der Muskelfaser sind kleine, durch »Zwischenräume getrennte Scheibchen von krystallähnlichem »Gefüge übereinander angeordnet. Wir wollen uns nun »an der unteren Seite jedes Scheibchens ein C-Atom, an

[1] AD. FICK a. a. O. S. 223 berechnet ähnlich, dass bei einer angestrengten Zuckung nur 0.0006 mg Kohlenhydrat, resp. 0.00025 mg Fett per Gramm Muskel zu verbrennen braucht, um den ganzen Effect hervorzubringen.

[2] AD. FICK, Einige Bemerkungen zu ENGELMANN's Abhandlung über den Ursprung der Muskelkraft. PFLÜGER's Archiv Bd. 53. 1893. S. 611.

»der oberen Seite ein Sauerstoffatom denken, und zwar »zunächst in solcher Lage, dass die eigentliche chemische »Anziehungskraft zwischen dem O-Atom der einen Scheibe »und dem C-Atom der darüber liegenden noch nicht wirken »kann. Es mag etwa das O-Atom in der Mitte der oberen »Fläche, das C-Atom der unteren Fläche mehr zur Seite »liegen. Nun werde durch den Reizanstoss in dem oberen »Scheibchen das Molekül, dem das C-Atom angehört, so »verschoben, dass es senkrecht über das O-Atom des nächst-»folgenden Scheibchens und dadurch ihm so nahe kommt, »dass die gewaltige chemische Anziehungskraft zwischen C »und O wirksam wird. Da aber das C- und das O-Atom »mit den anderen Atomen ihrer Scheibchen chemisch ver-»knüpft sind, und die Scheibchen auch mechanisch ziemlich »starre Körper sind, so wird die Anziehungskraft nicht, wie »es bei freien Atomen der Fall sein würde, ein heftiges »Oscilliren um den gemeinsamen Schwerpunkt bewirken, »mit anderen Worten Wärme erzeugen, sondern das C-Atom »wird die obere, das O-Atom die untere Scheibe nachziehen, »so dass sie sich unter Auspressung der dazwischenliegenden »Flüssigkeit einander nähern. Da die Masse der Scheibchen »vielleicht mehr als das Millionenfache von der Masse der »einander anziehenden Atome ist, wird die Geschwindigkeit »der Bewegung gegen die bei Wärmeschwingungen vorkom-»menden Geschwindigkeiten gering aber doch nicht ver-»schwindend klein sein, da eben die chemische Anziehungs-»kraft eine enorme Intensität besitzt. Wenn wir uns denselben »Vorgang zwischen jeden zwei Scheibchen denken, so sehen »wir, dass er die ganze Säule der Scheibchen enger zusammen-»rücken lassen — die Muskelfaser verkürzen — muss.«

Man kann, wie mir scheint, die mechanische Unmöglichkeit dieser Vorstellung, nicht wohl anschaulicher demonstriren, als es in den citirten Sätzen ihres hervorragenden Vorkämpfers geschehen ist. Die ganze Vorstellung stützt sich auf die absolut unzulässige Voraussetzung, dass die

hypothetischen Scheibchen (deren Annahme übrigens morphologischen Thatsachen und Regeln widerstreitet) nicht bloss mechanisch ziemlich starre Körper sind, wie FICK will, sondern dass sie absolut starr, völlig unbiegsam sind. Andernfalls würden sich offenbar die Scheibchen nur an den im Vergleich zu ihrer Flächenausdehnung verschwindend klein zu denkenden Stellen, wo das C- und O-Atom sich anziehen, einander zubeugen. Um die mögliche Grösse der Verkürzung (bis 95% und mehr für jedes Muskelfach!) zu erklären, ist man ja zu der Annahme gezwungen, dass die Dicke der Scheibchen sehr klein ist im Verhältniss zu dem doch jedenfalls schon äusserst geringen Abstand der sich chemisch anziehenden C- und O-Atome. Sie muss in der Ruhe weniger als ein Zwanzigstel dieses Abstands betragen. Da nun die chemische Anziehung, auch nach FICK, nur von einem verschwindend kleinen Bruchtheil der Masse, beispielsweise einem Milliontel, ausgeht, müssen die Scheibchen im Vergleich zu ihrer Flächenausdehnung unendlich dünn, also auch so gut wie unendlich biegsam sein. Eine merkliche Verkürzung des Muskels kann hiernach ganz unmöglich zu Stande kommen, wie gewaltig man sich auch die chemischen Anziehungskräfte denken möge.

Die Gründe gegen die chemische Attractionstheorie sind hiermit übrigens keineswegs erschöpft und es soll ihr gar nicht einmal ein Vorwurf daraus gemacht werden, dass sie keine Rechenschaft giebt von der fibrillären Structur der contractilen Apparate, von der Differenzierung der Fibrillen in isotrope und anisotrope Abschnitte, von den entgegengesetzten Aenderungen des Volums, der Form, des Lichtbrechungsvermögens, der Dehnbarkeit u. s. w. der einfach und doppelbrechenden Schichten, von der Volumabnahme des Gesammtmuskels, von der thermischen Verkürzung auch der todten Fasern (s. unten), und von so manchen andern Thatsachen, mit denen sie theils direct in Streit, theils nur durch ganz unwahrscheinliche Hilfsannahmen in eine gezwungene Uebereinstimmung zu bringen ist.

Entspringt die Muskelkraft aus Wärme? Thermodynamische Hypothese.

Viel mehr Wahrscheinlichkeit dürfte a priori der zweiten, schon von J. ROB. MAYER[1] angedeuteten Hypothese zuerkannt werden, welche die Muskelkraft aus der bei der physiologischen Verbrennung entwickelten Wärme ableitet, also eine Umwandlung chemischer Energie in mechanische annimmt von principiell derselben Art wie in Dampf- und calorischen Maschinen.

Einen entscheidenden Einwurf gegen diese Vorstellung kann ich nicht mit SOLVAY[2] in der Thatsache finden, dass der Muskel sparsamer arbeitet als alle vom Menschen bisher gebauten Dampf- und calorischen Maschinen. Einmal sind die in Bezug auf Ausnutzung der Wärme für mechanische Zwecke zwischen diesen Maschinen und dem Muskel bestehenden Unterschiede mit den fortschreitenden Verbesserungen in der Construction der Maschinen kleiner geworden und dabei doch kaum von anderer Ordnung als die Unterschiede, welche in derselben Beziehung auch zwischen Maschinen verschiedener Art bestehen. Zweitens bietet der Muskel als ein Gebilde, dessen Heizmaterial überall innerhalb oder zwischen den kleinsten, die mechanische Arbeit verrichtenden Theilchen verbrennt, vielleicht sehr viel günstigere Bedingungen zur Transformation thermischer in mechanische Energie als unsere eisernen Maschinen, in denen Erwärmung und Abkühlung durch grosse Massen auf makroskopisch weite Entfernungen hin wirken müssen. In jedem Falle bietet der Muskel andere, nicht wohl vergleichbare Bedingungen, und es wäre der Natur wohl zuzutrauen, wenn sie es in Aeonen währender Züchtung schliesslich auch in der Anwendung desselben Transformationsprincips weiter gebracht hätte als der menschliche Geist in der kurzen Spanne

[1] J. R. MAYER, die organische Bewegung in ihrem Zusammenhang mit dem Stoffwechsel. 1845. In: die Mechanik der Wärme. Stuttgart. 1867, S. 99.

[2] Dr. PAUL HÉGER, le programme de l'Institut Solvay. Bruxelles 1891. — Ich citire nach einem Referat von L. Fredericq (Revue générale des sc. pures et appl. 1891), der an der Berechtigung der Deductionen Solvay's in gleicher Weise zweifelt.

Zeit, die seit James Watt's Erfindung verflossen ist. Der Biolog wird hier Anlass haben anders zu urtheilen als der Ingenieur.

Der aus dem zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie hergeleitete Einwand gegen den Ursprung der Muskelkraft aus Wärme ist unberechtigt.

Es meinen nun aber viele Physiologen mit ADOLF FICK[1] den thermischen Ursprung der Muskelkraft verwerfen zu müssen als unverträglich mit dem zweiten Hauptsatze der mechanischen Wärmetheorie. Denn Temperaturunterschiede, wie sie durch diesen Satz verlangt werden, dürfe man in den Muskeln nicht annehmen.

Diesen Einwurf nun halte ich aus theoretischen wie aus experimentellen Gründen für durchaus unberechtigt; ja, dass er überhaupt erhoben werden konnte, scheint mir schwer begreiflich.

Für jeden, der es sich nicht schon selbst gesagt hatte, hat mit voller Schärfe und allem Nachdrucke E. PFLÜGER[2] bereits 1875 ausgesprochen, »dass die sogenannte niedere Körpertemperatur nur ein arithmetisches Mittel ist, welches unendlich viele höchst verschiedene Temperaturen unendlich vieler verschiedener Punkte eines Organs umfasst«, und weiter, dass die durch die physiologische Verbrennung gebildeten Moleküle wenigstens im Augenblick ihrer Entstehung eine enorm hohe Temperatur haben, ihre Wärme aber alsbald an die kühlere wasserreiche Umgebung abgeben müssen.

Was speciell die Muskeln betrifft: aus der oben hervorgehobenen Thatsache, dass schon Verbrennung einer relativ unendlich kleinen Zahl von Molekülen zur Erzeugung der Contraction eines ganzen Muskels genügt, folgt in Uebereinstimmung mit PFLÜGER's Deductionen, dass die Temperatur dieser Moleküle wenigstens im Augenblicke der Verbrennung enorm

---

[1] A. FICK, Mech. Arbeit u. s. w. S. 153—160. (»Nachweis, dass der Muskel nicht nach Art einer thermodynamischen Maschine wirkt«). — Man vergleiche auch S. 24 des eben erschienenen »Lehrbuchs der Physiologie« von Gad und Heymans. Berlin 1892.

[2] E. PFLÜGER, Nachtrag zu meinem Aufsatz über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. PFLÜGER's Archiv, 10. Bd. 1875, S. 642.

hoch sein muss, »so hoch, dass vielleicht nur die Kleinheit und die geringe Zahl der Wärmequellen verhindert, diese leuchten zu sehen«[1]. Bei der hohen specifischen Wärme der Muskelsubstanz ist eine Temperaturerhöhung des ganzen Muskels auch nur um 0.001° C. sonst nicht zu erklären[2]. Da jedes thermogene Theilchen umgeben wird von einer relativ enorm grossen wärmeleitenden und diathermanen Masse von sehr viel niedrigerer Temperatur, ist somit der allgemeinsten Bedingung für Verwandlung von Wärme in mechanische Arbeit genügt, und wegen der gewaltigen Grösse der anzunehmenden Temperaturunterschiede sogar offenbar in ausgezeichneter Weise. Was vom ganzen Organismus gilt, trifft im Princip auch für den Muskel zu: man kann ihn »füglich einem grossen Hause mit sehr zahlreichen Zimmern vergleichen, das durch äusserst kleine, nur in wenigen Zimmern stehende, und nur zeitweise, nach einander geheizte Oefen erwärmt wird«[3]. Warum sollte die Wärme dieser Oefen nicht zur Bewegung von Maschinen, zur Erzeugung mechanischer Arbeit benutzt werden können?

Der Einwand[4], dass die hiernach vorauszusetzenden

[1] Th. W. Engelmann, die Purpurbacterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Onderzoek. ged. in het physiol. labor. etc. 3 R. XI. Utrecht 1889, S. 109. — Ich habe schon vor vielen Jahren Muskeln von Fröschen und Kaninchen im Dunkeln beobachtet, während sie in heftigsten Tetanus versetzt wurden, in der Hoffnung, vielleicht eine Spur von Lichtentwickelung zu sehen, doch ohne Erfolg. Ebenso wenig gelang es, die Netzhaut durch heftige elektrische Erregung (directe oder des N. opticus) leuchtend zu machen.

[2] Wie ich aus der eben erschienenen Arbeit von Fr. Schenck (Ueber die Summation der Wirkung von Entlastung und Reiz u. s. w. Pflüger's Archiv. Bd. 53. 1893. S. 409) ersehe, hat schon A. Jarolimek (Ueber die Mechanik des Muskels, in: die Natur. Jahrg. 1887.) »auf Grund einiger Stoffwechselversuche von Pettenkofer u. Voit das Temperaturgefälle, das im thätigen Muskel statthaben muss, wenn er eine thermodynamische Maschine sein soll« zu 173° berechnet. Die Art und Weise wie sich J. näher die Umsetzung von Wärme in Arbeit (nach Schenck, das Original kenne ich nicht) denkt, entbehrt wie ich glaube zu sehr der thatsächlichen Unterlagen als dass sie ein näheres Eingehen beanspruchen dürfte.

[3] Die Purpurbacterien u. s. w. A. a. O. S. 109.

[4] F. Schenck, a. a. O. S. 412.

äusserst hohen Temperaturen das Leben des Muskels zerstören müssten, da dieser ja schon bei 40—50° C. wärmestarr wird, ist aus denselben Ueberlegungen ohne Gewicht: die Theilchen, auf deren Zerstörung der »Tod des Muskels« beruht, können ja ganz andere als die Wärme und Arbeit producirenden sein und sehr wohl ausserhalb des Bereichs jener hohen Temperaturen liegen. Unten S. 39 u. Anhang VI) zu beschreibende Thatsachen stützen diese Annahme direct, indem sie zu dem Schlusse führen, dass die als Sitz der verkürzenden Kräfte zu betrachtenden klensten Theilchen im Muskel überhaupt nicht wärmestarr werden, vielmehr ihr Verkürzungsvermögen noch bei Temperaturen behalten, die 50 und mehr Grade über der Wärmestufe liegen, bei der der Muskel als Ganzes augenblicklich »stirbt«.

Wie wahrscheinlich es nun aber auch a priori sein möge, dass die Natur von jenen günstigen Bedingungen zur Erzeugung mechanischer Energie im Muskel Gebrauch macht: der Beweis, dass dies wirklich geschieht, und falls es geschieht, in welcher Weise, ist noch nicht geliefert.

Ich glaube nun durch die folgenden Betrachtungen und Versuche diesen Beweis insofern liefern zu können, als sich zeigen lässt, wie mittels der im Muskel gegebenen materiellen Einrichtungen eine Transformation chemischer Energie in mechanische Arbeit durch Vermittelung von Wärme zu Stande kommen kann und auch wirklich zu Stande kommen muss.

Zusammenhang von Contractilität und Doppelbrechung.

Ich habe hier zunächst an Resultate früherer Untersuchungen über den Bau der Muskeln und das Wesen des Contractionsvorgangs anzuknüpfen.

Alle geformten contractilen Substanzen enthalten als einen Hauptbestandtheil einaxig positiv doppelbrechende Elemente. Dies liess sich zeigen[1] für die Protoplasmastrahlen

[1] Th. W. Engelmann, Contractilität und Doppelbrechung. Pflüger's Archiv, 11. Bd. 1875, S. 432 flg. — Onderzoek. etc. (3) D. III. Utrecht 1875 blz. 1.

von Actinosphaerium, für das contractile subcuticulare Protoplasma von Stentor und Trachelocerca olor, den Stielmuskel und die Myophane im Mesoplasma von Vorticellinen, für die contractilen Cilien, Griffel, Haken, Borsten und Membranellen der ciliaten Infusorien, für die Flimmerhaare und Flimmerplättchen thierischer Epithelzellen und Spermatozoen, für die glatten und quergestreiften Muskelelemente aller darauf geprüften Thiere.

Contractilität und Doppelbrechungsvermögen treten im Laufe der Entwickelung gleichzeitig auf[1]: beide z. B. beim Herzmuskel des Hühnchens am zweiten Tage, bei Rumpf- und Hautmuskeln am fünften bis sechsten Tage der Bebrütung, an Rumpf- und Schwanzmuskeln von Froschlarven bei 3—4 mm Körperlänge, in den Kaumuskeln und Hautmuskeln von Fliegenlarven stundenlang vor dem Ausschlüpfen und vor dem Auftreten deutlicher Querstreifung, beim Stielmuskel von Vorticellinen, bei Flimmerorganen von Infusorien sofort beim ersten Erscheinen des Organs u. s. w.

Wo, wie bei den quergestreiften Muskelfasern, doppelt brechende Schichten mit einfach brechenden abwechseln, lehren die Unterschiede in den Gestaltveränderungen beider Schichten während der Contraction, dass jedenfalls die doppelt brechenden Schichten Sitz verkürzender Kräfte sein müssen[2]. Da die isotropen sich in fast allen Eigenschaften (optischen, mechanischen, chemischen) höchst auffällig und nicht bloss quantitativ, von den anisotropen unterscheiden, viele ihrer Eigenschaften während der Contraction in entgegengesetztem Sinne als diese ändern, und alle den Contractionsakt betreffenden Erscheinungen überhaupt sich in der Voraussetzung erklären lassen, dass die isotropen nicht activ contractil sind, darf man mit hoher Wahrscheinlichkeit schliessen, dass nur

[1] PFLÜGER's Archiv 11. Bd., S. 442, 454, 456 flg.

[2] TH. W. ENGELMANN, Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. Zweiter Artikel. PFLÜGER's Arch. Bd. VII. 1873, S. 162 flg. — Onderzoek. u. s. w. (3) II. 1873, S. 145 flg.

die anisotropen Theile im quergestreiften Muskel Sitz des Verkürzungsvermögens sind.

Die Richtung der Verkürzung fällt ferner bei allen contractilen Formelementen zusammen mit der der optischen Axe, und zwar, was besonders wichtig, auch da wo wie bei den schräggestreiften Muskelfasern die morphologische und die optische Axe der contractilen Fibrillen nicht gleiche Richtung haben[1].

Die Kraft der Verkürzung endlich ist im Allgemeinen augenscheinlich um so grösser, je stärker das Doppelbrechungsvermögen, beide bezogen auf gleich dicke Schichten.

Alle diese Thatsachen gestatten nicht nur, sondern zwingen zu dem Schluss, dass nur die doppelbrechenden Elemente als der Sitz der verkürzenden Kräfte in den Muskeln zu betrachten sind.

Ich habe nun schon früher[2] darauf hingewiesen, dass auch nicht »reizbare«, nicht lebende organisirte Grundformen (Fibrillen des Bindegewebes, der Hornhaut, Zellmembranen), welche einaxig positiv doppelbrechend sind, unter gewissen Einflüssen sich, unter gleichzeitiger Verdickung, in der Richtung der optischen Axe verkürzen, und zwar mit einer Kraft, Schnelligkeit und in einem Umfange, welche die der Muskeln erreichen, ja übertreffen können. Dasselbe Contractionsvermögen hat dann V. von Ebner[3] bei zahlreichen andern, positiv einaxig doppelbrechenden Gewebsbestandtheilen, ja

---

1 Th. W. Engelmann, Ueber den fasrigen Bau der contractilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der doppelt schräg gestreiften Muskelfasern. Onderzoek. u. s. w. (3) VI. 1881, S. 325. — Pflüger's Archiv. Bd. XXV. 1880, S. 538.

2 Onderzoek. etc. (3) II. 1873. — III. 1875. — Pflüger's Archiv VII. S. 177. — VIII. S. 95. — XI. S. 460. — L. Hermann's Handbuch der Physiol. I. Art. Protoplasmabewegung S. 379. Und besonders: Ueber Bau, Contraction u. s. w. der quergestr. Muskelfasern. C. r. du Congrès internat. de médecine. Amsterdam 1879, S. 574.

3 V. von Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Leipzig 1882. Diese meisterhafte Arbeit hat bisher noch durchaus nicht die verdiente Würdigung seitens der Physiologen gefunden.

sogar an künstlich doppelbrechend gemachten imbibitionsfähigen Substanzen (z. B. getrockneten colloiden Membranen) nachgewiesen, ebenso L. HERMANN[1] bei Fibrinfasern. In allen diesen Fällen ist die Richtung der Verkürzung, wie bei den Muskeln, dieselbe wie die der optischen Axe.

Der Schluss, dass allgemein zwischen Doppelbrechungs- und Verkürzungsvermögen imbibitionsfähiger Körper ein causaler Zusammenhang bestehe, ist hiernach unabweisbar.

Verkürzung durch Quellung.

Die charakteristische Formveränderung tritt nun bei allen untersuchten Objecten dann ein, wenn die doppelbrechenden Theile ihren Wassergehalt ändern. Im Besonderen ist die Verkürzung an Aufnahme von Wasser (Quellung), die Verlängerung an Abgabe von Wasser (Schrumpfung) gebunden. Grösse, Kraft, Geschwindigkeit u. s. w. der Formveränderung hängen cet. par. von der Art der quellungsfähigen Substanz und von der Art und Concentration der imbibirten Flüssigkeit ab[2].

Quellungstheorie der Contraction.

Bei der physiologischen Contraction nun quellen, wie ich vor 20 Jahren fand und seither vielfach bestätigt wurde[3], die doppelbrechenden Lagen der quergestreiften Muskeln durch Wasseraufnahme aus den einfach brechenden, indem sie zugleich schwächer lichtbrechend und dehnbarer werden. Hieraus ergab sich die Berechtigung, das Wesen der physiologischen Verkürzung in einem Quellungsvorgang zu erblicken. Wie diese »Quellungstheorie« im Einzelnen mit den Erscheinungen im Einklang steht, wie sie auch mikro-

---

[1] L. HERMANN, Handbuch der Physiologie. I. 1879, S. 253.

[2] Nähere Angaben hierüber unter I, II und IV im Anhange. Ausserdem PFLÜGER's Archiv VII. Bd., S. 95 flg. und C. r. du Congr. internat. de médec. etc. S. 576 u. flg. Ferner V. VON EBNER a. a. O. S. 50—55 (Sehnen), S. 63 (Knochen), S. 73 (Knorpel), S. 77 (Linsenkapsel und Cornea).

[3] Es ist vielleicht nicht überflüssig, daran zu erinnern, dass die wichtigsten hierher gehörigen Thatsachen an lebenden Insektenmuskelfasern nachweisbar sind (s. PFLÜGER's Archiv Bd. XVIII. 1878, S. 1—25), nicht bloss an »fixirten« Contractionswellen, deren Beweiskraft neuerdings von manchen — wie ich glaube ohne genügenden Grund — angezweifelt wird.

skopisch nicht nachweisbare, bis dahin völlig unerklärliche Vorgänge, z. B. die Volumabnahme des Gesammtmuskels bei der Contraction, erklärt, ist in früheren Arbeiten zu zeigen versucht worden und jetzt von vielen Seiten anerkannt. Eine schöne Bestätigung hat sie inzwischen noch durch den von mir nur gefolgerten[1], durch VON EBNER[2] mit aller Schärfe gelieferten Nachweis einer Abnahme der Doppelbrechung bei der Contraction des nicht isometrisch zuckenden Muskels erhalten.

Unberührt blieb damals die Frage, welche Processe zu den Aenderungen im Quellungszustand Veranlassung geben. Wenn man dies der Theorie zum Vorwurf gemacht hat, so übersah man, dass dieselbe nur den Mechanismus der Verkürzung dem Verständniss näher bringen wollte, indem sie denselben auf einen auch bei leblosen und todten Körpern vorkommenden Vorgang zurückführte. Hiermit konnte die Aufgabe des Physiologen, insofern sie eben nur den Act der mechanischen Thätigkeit umfasste, als im Princip erledigt betrachtet werden. In Bezug auf die Frage, welche Processe diesen Mechanismus ins Spiel setzen und wie im Besonderen aus der infolge der Reizung verschwindenden chemischen Spannkraft die Kraft der Verkürzung abzuleiten sei, beschränkte ich mich damals auf die sehr allgemeine Bemerkung, dass hier vermuthlich die chemische Untersuchung einzusetzen haben werde.

Jetzt nun soll ein Versuch zur Beantwortung auch dieser Fragen gemacht werden.

Zusammenhang zwischen den chemischen und mechanischen Vorgängen im Muskel.

Die chemischen Processe, welche durch den wirksamen Reiz im Muskel ausgelöst werden, können sich auf mehrfache Art nachweisbar mechanisch geltend machen.

Chemische Aenderung der Quellungsbedingungen.

Einmal durch stoffliche Aenderungen, und zwar durch Aenderungen in der chemischen Zusammensetzung des wasserreichen Mediums, welches die doppelbrechenden contractilen

[1] PFLÜGER'S Archiv Bd. VII. 1872, S. 174.
[2] v. EBNER, a. a. O. 1882. S. 88—98.

Theilchen umgiebt und tränkt, insofern von dieser Zusammensetzung der Imbibitionszustand jener Theilchen in sehr empfindlicher Weise abhängt. Ohne Zweifel findet eine solche Aenderung statt, wie die von v. HELMHOLTZ[1] entdeckte Aenderung im Verhältniss des Wasser- und Alkoholextracts und besonders auffällig das von E. DU BOIS-REYMOND[2] nachgewiesene Sauerwerden arbeitender Muskeln lehrt. Beispielsweise könnte man an die Bildung von Milchsäure denken wollen, die ja bei diesem Process in der That entsteht. Viele doppelbrechende Gewebselemente, darunter speciell die Querscheiben der Muskelfasern, auch wenn sie durch Alkohol oder höhere Wärmegrade getödtet waren, quellen bei Einwirkung schon höchst verdünnter Lösungen dieser Säure unter starker Verkürzung[3]. Es kommen Verkürzungen von 50% vor[4]. Die Wiederverlängerung könnte man aus Neutralisation der Säure durch den in relativ grosser Menge vorhandenen alkalischen Muskelsaft, auch schon aus blosser Diffusion ableiten wollen. Denn wie ich unlängst gefunden habe[5], kann selbst stark und seit Tagen gequollenen und verkürzten Fasern durch Neutralisiren, ja schon durch blosses Auswaschen die anfängliche Länge und Dicke völlig wiedergegeben werden. Da die Entfernungen, um die es sich bei diesen Flüssigkeitsbewegungen im Muskel handelt, ausserordentlich kleine sind, jedenfalls im Allgemeinen wohl sehr viel weniger als ein Mikron betragen, hätte die Schnelligkeit, mit welcher Verkürzung und Erschlaffung in vielen Fällen verlaufen, nichts Befremdendes. Auch wäre der beschleunigende Einfluss, den Erwärmung,

---

[1] H. HELMHOLTZ, Ueber den Stoffverbrauch bei der Muskelaction. JOH. MÜLLER's Archiv für Anatomie und Physiologie 1845, S. 72.

[2] E. DU BOIS-REYMOND, De fibrae muscularis Reactione ut Chemicis visa est acida. Berolini MDCCCLIX. — Monatsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Sitz. v. 31. März 1859.

[3] Ausführlicheres in Tab. Ia im Anhang.

[4] C. r. du congrès internat. de méd. 1879, S. 566.

[5] Die Zahlenbelege hierfür s. in Tab. Ib und c des Anhangs.

der verzögernde, den Temperaturabnahme allgemein auf den Verlauf der Contraction ausübt, und noch gar manche andere Thatsache aus diesem Gesichtspunkte leicht verständlich. Man würde hierbei inzwischen vergessen, dass die Kraft der Verkürzung nicht sowohl durch den Process der Milchsäurebildung, als durch den die Kohlensäure liefernden chemischen Akt erzeugt wird. Die bei der Bildung der Milchsäure verbrauchte potentielle Energie kann die Grösse der Arbeitsleistungen nicht erklären[1].

Diese Schwierigkeit würde wegfallen, wenn man das bei der physiologischen Verbrennung entstehende Wasser für die Quellung verantwortlich machen wollte. Doch auch hierbei wäre noch nicht erklärt, woher die als Wärme und mechanische Arbeit nach aussen abgegebene Energie stammt. Denn für die bei der Quellung der doppelbrechenden Schichten verschwindende potentielle (distantielle) Energie muss offenbar bei der Wiederabgabe des Wassers ein aequivalentes Quantum actueller Energie verschwinden. Für die Wirkung nach aussen bliebe also nichts übrig.

Ausserdem aber scheint mir für jeden Versuch, die Zuckung aus blossen Aenderungen der chemischen Zusammensetzung erklären zu wollen, wiederum die relativ unendlich kleine Zahl der chemisch activen Moleküle eine principielle Schwierigkeit zu bilden. Es ist nicht wohl einzusehen, wie durch Aenderung der Quellungsbedingungen auf einem einzigen, verschwindend kleinen Punkt innerhalb einer ungeheuren weichen, wasserreichen Masse diese ganze Masse mit Gewalt in eine neue Form soll übergeführt werden.

Alle diese Schwierigkeiten bestehen nicht, wenn man in einer anderen durch den chemischen Process hervorgerufenen Veränderung, nicht stofflicher sondern dynamischer Art, die Ursache der Erzeugung mechanischer Energie durch Aen-

---

[1] Vgl. G. Bunge, Lehrb. d. physiol. u. path. Chemie. 1887, S. 348 flg.

derung des Quellungszustandes sucht: in der Temperaturerhöhung.

Thermische Aenderung der Quellungsbedingungen.

Ebenso allgemein wie durch Aenderung der chemischen Zusammensetzung der sie umspülenden und tränkenden Flüssigkeit kann durch Temperatursteigerung bei allen doppelbrechenden, speciell bei allen positiv einaxigen imbibitionsfähigen Elementen die zur charakteristischen Verkürzung führende Kraftentwickelung hervorgerufen werden.

Ich habe auf diese inzwischen durch L. HERMANN[1] bei Fibrinfasern, durch VON EBNER[2] an zahlreichen organisirten Substanzen bestätigte Thatsache bereits in meiner ersten Arbeit über Muskelcontraction[3] aufmerksam gemacht und dort, wie später wiederholt, auf die vielfachen auffälligen Aehnlichkeiten gewiesen, welche die hierbei zu beobachtenden Erscheinungen mit denen zeigen, welche man bei der Quellung und bei der physiologischen Contraction in den doppelbrechenden Lagen der Muskelfasern beobachtet. Die Verkürzung findet statt — wie am bequemsten Beobachtungen an parallelfasrigem Bindegewebe, Sehnen z. B., zeigen — in der Richtung der optischen Axe, und ist verbunden mit Verdickung senkrecht zu dieser Axe, mit Abnahme des Lichtbrechungsvermögens, Abnahme der doppelbrechenden Kraft und Zunahme der Dehnbarkeit. Alle diese Aenderungen sind, wie auch die Kraft, die Geschwindigkeit und der Umfang der Verkürzung, durchaus von einer Ordnung mit den entsprechenden Aenderungen bei der Quellung und speciell mit denen der doppelbrechenden Schichten der quergestreiften Muskeln bei der physiologischen Verkürzung[4]. Es liegt also sehr nahe, sie wie diese im Wesentlichen auf eine Quellung der anisotropen Theile zurückzuführen. Es

---

[1] L. HERMANN, Handb. d. Physiol. I. 1879, S. 253.

[2] a. a. O. S. 55 u. flg. (Sehnen), S. 63 (Knochen), S. 78 (Linsenkapsel) u. s. f.

[3] PFLÜGER's Archiv Bd. VII. 1872, S. 177.

[4] Vgl. die Zahlenangaben unter II, III und IV des Anhangs.

muss dann aber diese »thermische Quellung«, wie schon Rollett's[1] Versuche lehrten, auf einer innerhalb der Bündel der doppelbrechenden Fasern oder innerhalb dieser letzteren selbst stattfindenden Umlagerung von Wasser und fester Substanz, nicht in einer Wasseraufnahme von aussen her beruhen[2]. Für die hier zu lösenden Aufgaben kann inzwischen dieser Punkt, da er vorläufig mehr physikalischen als physiologischen Interesses ist, weiter unberührt bleiben. Worauf es einstweilen wesentlich ankommt, ist, dass Temperaturerhöhung bei allen, auch bei leblosen doppelbrechenden quellungsfähigen Körpern die zur charakteristischen Formveränderung führende Kraftentwickelung hervorruft.

Anfangstemperatur der thermischen Verkürzung.

Die Temperatur, bei welcher die Verkürzung in merklichem Grade beginnt, — sie mag kurz die Anfangstemperatur heissen — hängt bei gleicher Belastung und gleichem Querschnitt von der specifischen Beschaffenheit der quellungsfähigen Substanz und der dieselbe tränkenden Flüssigkeit ab. Durch wasserentziehende Einflüsse wie Trocknen, Behandeln mit Alkohol, concentrirtem Glycerin, sehr starker Zuckerlösung, wird sie erhöht, durch Quellung befördernde Einflüsse, wie Einwirkung von destillirtem Wasser, besonders aber von verdünnten Säuren (Milchsäure, Essigsäure, Salzsäure u. s. w.) und von kaustischen Alkalien herabgesetzt; ebenso — und es ist dies eine neue wichtige Analogie zwischen dem Einfluss der Wärme und der »chemischen« Quellung — durch Einwirkung höherer Temperaturen. Während sie im anfänglichen Zustand, unter den normalen Quellungsbedingungen bei den meisten Objecten im nicht belasteten Zustande zwischen 40° und 70° C. liegt, kann sie im ersteren

---

1 A. Rollett, Untersuchungen über die Structur des Bindegewebes. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. XXX. 1859.

2 Pflüger's Archiv Bd. VII. S. 177. — Vergleiche hierzu auch V. von Ebner (a. a. O. S. 55 und 233 flg.), der sich dieser Auffassung der thermischen Verkürzung als einer der Quellung verwandten Erscheinung anschliesst und sehr werthvolle theoretische Betrachtungen über den Zusammenhang der optischen und mechanischen Eigenschaften hinzufügt.

Falle bis weit über 100° steigen, im zweiten bis weit unter 15 °C. sinken [1]. — Ihre Höhe wächst ferner mit der Belastung: zur Entwickelung grösserer verkürzender Kräfte werden also höhere Temperaturen erfordert [2]. Der Betrag der Verkürzung (die mechanische Arbeit) wächst dementsprechend bis zu einer gewissen Grenze mit der absoluten Temperatur. Jedem bestimmten Temperaturgrad entspricht unter übrigens gleichen Umständen ein bestimmter Verkürzungsgrad [3].

Die durch eine bestimmte Temperaturerhöhung erzeugte verkürzende Kraft wächst andererseits mit der Belastung genau wie die durch einen bestimmten Reiz im Muskel entwickelte mechanische Energie und wie nach daraufhin angestellten Versuchen auch die mit einer bestimmten Flüssigkeitsaufnahme bei constanter Temperatur verbundene Kraftentwickelung [4].

Wiederverlangerung bei Abkühlung.

Bei der Abkühlung findet, unter entgegengesetzter Aenderung der optischen und elastischen Eigenschaften, eine Wiederverlängerung statt [5] und zwar kann, wie neuere Untersuchungen mir gezeigt haben, **die anfängliche Länge durch blosse Abkühlung vollkommen wieder erreicht werden.**

Diese Thatsache der vollständigen Umkehrbarkeit des Processes ist von fundamentaler Bedeutung, wie sogleich näher zu besprechen sein wird.

Verkürzungsrückstand.

War zu hoch erwärmt, so tritt eine dauernde Aenderung der elastischen Eigenschaften ein, es bleibt ein Verkürzungsrückstand bestehen, dessen Betrag in jedem Falle

---

[1] S. die Zahlenbelege in Tab. III a u. b und IV des Anhangs. Ausserdem auch schon: Bemerkungen zur Theorie der Sehnen- u. Muskelverkürzung. PFLÜGER's Archiv Bd. VIII. 1873, S. 95 flg.

[2] S. Anhang, Tab. III c und IV.

[3] S. Anhang, Fig. 3 u. Tab. II. Auch PFLÜGER's Archiv VIII. S. 96.

[4] S. Anhang IV.

[5] PFLÜGER's Archiv. VIII. S. 96. — Vgl. fernerdie Zahlenangaben im Anhang II.

von der Höhe der erreichten Temperatur und auch, obschon weniger auffällig, von deren Dauer abhängt[1].

Die Dehnungscurve der chemisch oder thermisch verkürzten Theile sinkt, wie beim Muskel, steiler gegen die Abscisse der Belastungen als die der nicht oder weniger verkürzten. Bei Ueberschreiten einer gewissen Belastung können die Verkürzungen und auch der Verkürzungsrückstand wie bei chemischer Quellung negativ werden. Beide Curven können sich unter Umständen schliesslich schneiden[2]. Bekanntlich beobachtete Ed. Weber[3] auch bei lebenden, ermüdeten, stark belasteten Froschmuskeln mehrmals eine geringe Verlängerung während der Reizung.

Violinsaiten als Versuchsmaterial.

Ein für das Studium dieser wichtigen Erscheinungen höchst geeignetes Material bieten die Darmsaiten der Violinen, welche bekanntlich aus parallelfasrigen, schwach spiralig um die Saitenaxe verlaufenden Bündeln fibrillären Bindegewebes (Darmserosa) bestehen. Sie zeichnen sich vor den meisten natürlich vorkommenden Objecten verwandter Art durch sehr regelmässig cylindrische Form und überall merklich gleiche Elasticität aus. Hierauf beruht ihre Brauchbarkeit für musikalische Zwecke, im Besonderen die sogenannte Quintenreinheit. Namentlich wichtig ist für uns, dass ihre Form auch bei der Quellung viel regelmässiger bleibt als die anderer Körper (Sehnen z. B.). Es sollen jedoch an dieser Stelle die mannigfachen Resultate nicht im Einzelnen mitgetheilt und discutirt werden, welche eine ziemlich umfangreiche Untersuchung dieses Materials bereits ergeben hat. Manches Wichtigere findet man im Anhang. Ich wünsche hier wesentlich nur einen Versuch zu beschreiben, der für die uns beschäftigenden Fragen, wie ich glaube, sehr lehrreich ist, indem er an einem Modell auf sehr einfache Weise anschaulich macht,

---

1 S. Anhang, Tab. II. u. Fig. 3.
2 S. Anhang IV, V u. Fig. 4.
3 Art. Muskelbewegung in R. Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 3. Bd. 1846, S. 46 flg.

wie mechanische Energie im Muskel in Uebereinstimmung mit CARNOT-CLAUSIUS' Gesetz aus Wärme entstehen kann, ohne dass der Muskel als Ganzes eine mehr als eben merkliche Temperatursteigerung erfährt. —

Das Muskelmodell.

Beistehende Zeichnung stellt, schematisch vereinfacht, in etwa ein Drittel der natürlichen Grösse die Versuchseinrichtung dar.

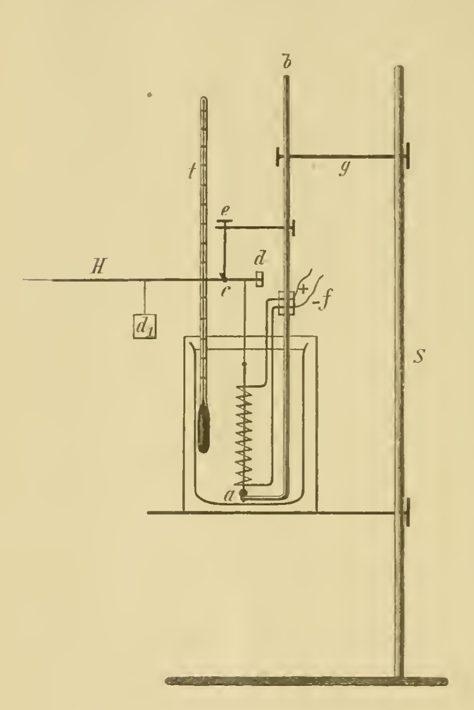


Fig. 1.

Ein etwa 5 cm langes, in Wasser gequollenes Stück einer Violin-E-Saite wird mit einem Ende befestigt in einer Klemme oder einer Oese am Ende *a* des kurzen unbiegsamen Arms eines stählernen Stabes *ab*, während das obere Ende der Saite mittels eines kurzen kräftigen Seidenfadens und eines Metallhakens an dem einen Arme des um die horizontale Axe *c* drehbaren Hebels *H* zieht. Mittels eines kleinen Laufgewichts *d* und am längeren Arm anzuhängender Gewichte $d_1$ oder auch durch eine gegen den Hebel wirkende Feder von Stahl kann man der Saite jede gewünschte Spannung ertheilen und durch Veränderung der Angriffspunkte alle Bedingungen zwischen reiner Isotonie einerseits und möglichst reiner Isometrie andererseits realisiren. Die Spitze des 25 cm langen leichten Aluminiumhebels spielt vor einem Kreisbogen oder kann auf dem berussten Glanzpapier eines drehenden

Cylinders zeichnen. Das Axenlager *c* kann mittels Schraube *e* höher und tiefer eingestellt werden und ist ausserdem an dem Stab *ab* verstellbar festgeschraubt. Dicht um die Violinsaite, doch ohne sie zu berühren, läuft in etwa 15 Windungen eine 20 mm lange und 3 mm breite Spirale von dünnem Platinadraht. Ihre Enden sind an dickere Kupferdrähte gelöthet, welche, durch Glasmäntel isoliert, nach zwei Klemmschrauben laufen, die in dem an der Stange *ab* verstellbaren Ebonitstück *f* sitzen und mit den Polen einer Batterie von 2 oder mehr grösseren Groveschen oder Bunsenschen Zellen verbunden werden können. Die Stange *ab*, welche Hebelvorrichtung, Saite und Drahtspirale trägt, und ihrerseits getragen wird von dem am Hauptstativ *S* verstellbaren massiven Arm *g*, wird in ein kurzes, weites Reagirglas von etwa 50 ccm Inhalt versenkt, das bis oben mit Wasser gefüllt ist. In das Glas taucht ein in ganze Grade getheilter Thermometer *t* so, dass die Cuvette etwa $^1/_2$—1 cm von der Drahtspirale entfernt bleibt.

Die Saite wird bei einer Spannung von 25—50 g zunächst mehrere Minuten lang beobachtet, bis keine weitere Senkung der Hebelspitze infolge der »elastischen Nachwirkung« erfolgt, danach die Temperatur im Gefäss im Lauf von etwa 5 Minuten bis auf etwa 40°, dann langsam weiter bis etwa 55° C. erwärmt. Die Spitze des Hebels sinkt währenddessen wenig oder bleibt unverändert stehen. Schliesst man jetzt, oder auch schon vorher, den Strom der Batterie in der Spirale auf einige Secunden, so steigt augenblicklich der Hebel mit ziemlich grosser Geschwindigkeit in die Höhe, um nach Oeffnen des Stroms alsbald wieder zu sinken. Der Thermometer in der Röhre zeigt keine oder eine kaum merkbare Temperaturerhöhung an!

Man sieht: unsere doppelbrechende Violinsaite ist das doppelbrechende, die mechanische Kraft der Verkürzung liefernde quellbare Theilchen — das Inotagma nach meiner

früher gegebenen Terminologie[1] —; die mit Wasser gefüllte Röhre die umhüllende wasserreiche isotrope Muskelsubstanz, die als abkühlende Masse wirkt; die Drahtspirale ersetzt die reizbaren, chemisch activen thermogenen Moleküle; die Schliessung des galvanischen Stroms den Process der Reizung des Muskelelements.

Ist die durch das erstmalige Schliessen erzeugte Verkürzung mässig, so sinkt nach Oeffnung des Stroms die Hebelspitze nicht oder nur wenig. Die Wiederverlängerung bei Abkühlung erfolgt dagegen sehr vollständig, wenn die Saite durch einmalige oder wiederholte stärkere Erwärmung in erheblichem Grade bleibend verkürzt und gequollen ist.

Anwendung der graphischen Methode. Chordogramm und Myogramm.

Lässt man die Verkürzung auf einem mit mässiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder aufschreiben, so erhält man dann Curven, welche Contractionscurven von Muskeln zum Verwechseln ähnlich sind und denn auch von jedem Physiologen, der ihre Entstehung nicht kennt, für Myogramme gehalten werden. Ein solches »Chordogramm« zeigt (s. Fig. 2), wie eine echte physiologische Zuckungscurve: 1) ein Stadium latenter Energie, dessen Dauer mit der Reizstärke (Stromstärke, Schliessungsdauer) abnimmt (Fig. 2, I *a* u. *b*), mit steigender Belastung und mit abnehmender Temperatur der Umgebung wächst; 2) ein Stadium steigender Energie, in dem die Verkürzung mit anfangs wachsender, dann abnehmender Geschwindigkeit erfolgt, um so steiler und zu um so höheren Werthen, je stärker der Reiz (Fig. 2, I *a*, *b* u. IV *a*, *b*) und je geringer die Belastung, und welches unmittelbar (ohne Plateau) übergeht in 3) das Stadium sinkender Energie, während dessen die Saite mit anfangs wachsender, später abnehmender Geschwindigkeit wieder erschlafft, um so schneller, je schneller die Abkühlung stattfindet (Fig. 2, II, III, IV, V), und um so vollständiger, je grösser innerhalb

[1] Artikel Protoplasmabewegung in L. HERMANN's Handbuch der Physiologie I. 1879, S. 374.

gewisser Grenzen die Belastung, und je weniger ein bestimmter, oberhalb der Anfangstemperatur der Verkürzung gelegener Wärmegrad der Saite überschritten ward. —

Die in Fig. 2 in Originalgrösse wiedergegebenen Curven sind alle von demselben etwa 20 mm langen und 1,3 mm dicken

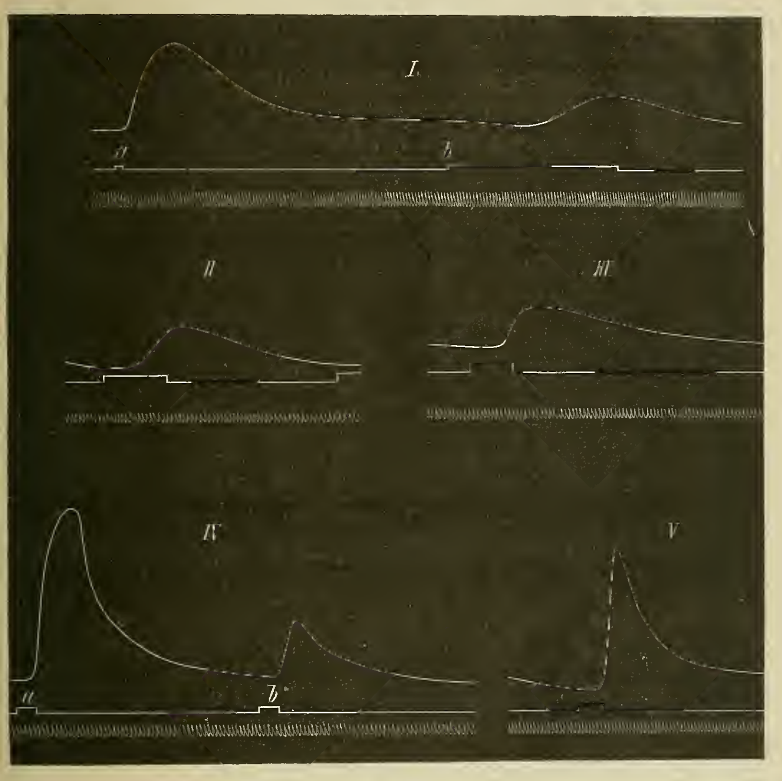



Fig. 2.

Stück einer in Wasser gequollenen und bereits durch Erwärmen dauernd verkürzten Violin-E-Saite bei 50 g Belastung und 50 maliger Hebelvergrösserung gezeichnet. Auf der mittleren Linie ist die Dauer der Stromschliessung und damit der Erwärmung, auf der unteren die Zeit in Stimmgabelschwingungen von $^1/_2$ Sec. verzeichnet.

I. Zeigt den verschiedenen Verlauf der Zuckung bei ungleich schneller Erwärmung: bei *a* wird ein starker Strom sehr kurz, bei *b* ein schwacher Strom länger geschlossen. Dementsprechend nach *a* kürzere latente Periode, steilerer und höherer Anstieg und steilerer Abfall als nach *b*.

Grösse und Kraft der Verkürzung.

II. u. III. Einfluss der Temperatur der Flüssigkeit während der Reizung. Zuckungen infolge Schliessung desselben starken Stroms in II bei 36° C, III bei 45° C. In II langsamerer Anstieg, aber steilerer Abfall als in III, trotz kürzerer Schliessungsdauer des Stroms im letzteren Falle.

IV. Erwärmung in Luft durch stärkeren (*a*) und schwächeren Strom (*b*). Beschleunigte Abkühlung durch Luftstrom von Zimmertemperatur (18°). Infolge davon steileres Absinken der Curve, schnellere Erschlaffung.

V. Ebenso. Noch schnellere Abkühlung durch noch stärkeren Luftstrom.

Bei Einhaltung der oben angedeuteten Grenzen kann man den Versuch beliebig oft mit demselben Erfolge an derselben Saite wiederholen und diese so in kurzer Zeit eine ganz erhebliche mechanische Arbeit verrichten lassen. Ein Stück in Wasser gequollener E-Saite von 30 mm Länge und etwa 1 qmm Querschnitt kann beispielsweise beim Erwärmen bis auf etwa 75° ein Gewicht von mehr als 100 g 5 cm hoch heben oder bei verhinderter Verkürzung eine Spannung von über 300 g entwickeln. Bloss feuchte, nicht durch langes Liegen in Wasser verkürzte Saiten von 0.7 mm Querschnitt entwickelten beim Erwärmen auf 130° Kräfte von über 1000 g, Kräfte also, welche die des stärksten menschlichen Muskels um mehr als das Vierzehnfache übertreffen[1].

Abnahme der verkürzenden Kraft mit der Verkürzung.

Die durch Temperatursteigerung zu erzielende verkürzende Kraft ist, entsprechend dem Verhalten des Muskels bei der Reizung, um so kleiner, je weiter die Saite bereits durch chemische Quellung oder durch Erwärmung contrahirt ist. Dies lehrten Versuche mit Ueberlastung, unter Anwendung einer dem Froschunterbrecher nachgebildeten Ein-

[1] Näheres s. im Anhang IV.

richtung, welche an mit Wasser, Milchsäure, Essigsäure, Salzsäure, Kalilauge, Glycerin, hohen Temperaturen behandelten Saiten angestellt wurden.

Mechanisch nutzbarer Theil der Wärme.

Zur Beantwortung der Frage, wie viel von der der Saite von aussen mitgetheilten Wärme im günstigsten Falle in mechanische Arbeit umgesetzt werden kann, genügen meine bisherigen Versuche nicht. Es ist hierbei nöthig, den wiederholt berührten wichtigen Umstand zu berücksichtigen, dass die Saite durch die Erwärmung eine dauernde Veränderung erleiden kann (Anhang II, V). Durch die erste Erwärmung über die Anfangstemperatur hinaus wird die gleichsam noch jungfräuliche, mit Wasser, Salzlösung oder Glycerin durchfeuchtete Saite bleibend kürzer und dicker, dehnbarer, ihr Doppelbrechungsvermögen und ihre Contractionskraft geschwächt, um so mehr, je weiter — innerhalb gewisser Grenzen — die Anfangstemperatur überschritten ward. Die Arbeit welche bei dieser erstmaligen Erwärmung entwickelt werden kann, ist so gross, dass sie nicht nach dem CARNOT-CLAUSIUS'schen Satze aus den von aussen zugeführten Calorien zu erklären ist. Offenbar findet hier ein echter Auslösungsprocess, nicht directe Transformation von Wärme in mechanische Energie statt. Die Wärme wirkt als »Reiz« auf in der Saite schlummernde Spannkräfte und diese sind es, welche in diesem Falle wenigstens einen erheblichen Theil der verkürzenden Kraft und damit der Arbeit liefern. Man muss erwarten, dass hierbei in der Substanz der Saite selbst Wärme entwickelt wird und ihre Verbrennungswärme abnimmt[1]. Dabei bleibt es übrigens denkbar, dass auch diese durch die Wärme in der Sehne ausgelösten Spannkräfte erst nach völliger oder theilweiser Umwandlung in Wärme in mechanische Arbeit bezüglich in elastische Spannung umgesetzt werden. Die Arbeit, welche die nunmehr geschwächte Saite

[1] Mir fehlen einstweilen noch die Vorrichtungen zur experimentellen Prüfung dieser wichtigen, die Wärmetönung bei den Verkürzungsvorgängen betreffenden Fragen.

jetzt, nach Abkühlung, bei neuer Erwärmung um eine bestimmte Anzahl Grade (jedoch unterhalb der bei der erstmaligen thermischen Verkürzung erreichten Maximaltemperatur) zu leisten vermag, kann dagegen ihren Ursprung ganz oder doch weit überwiegend in den von aussen zugeführten Calorien finden. Denn bei Abkühlung zur anfänglichen Temperatur kehrt sie wie es scheint in jeder Beziehung ganz oder doch nahezu in den Anfangszustand zurück. Der Process ist jetzt im wesentlichen ein thermodynamischer Kreisprocess, der beliebig oft in gleicher Weise wiederholt werden kann. Wie gross der Nutzeffect in diesem Zustand werden kann, müssen weitere Versuche lehren. Da die kraftentwickelnden Theilchen jedenfalls nur einen kleinen Theil der Masse der Saite ausmachen, der grössere Rest also einfach nur erwärmt wird, ohne Verkürzungsarbeit leisten zu können, muss man erwarten, dass der Nutzeffect viel kleiner als bei der physiologischen Contraction des Muskels sein wird, nur etwa von einer Ordnung mit dem durch Erwärmung des lebenden Muskels von aussen her, unterhalb der Reizschwelle, zu erreichenden Werthe. Wie das Mikroskop lehrt, fehlen ja die doppelbrechenden Theilchen gänzlich in der interfibrillären Substanz, welche allein schon einen grossen Theil des Bindegewebes bildet, und die Fibrillen selbst enthalten ohne Zweifel ausser den inogenen Elementen noch eine erhebliche unwirksame Substanzmenge (u. a. Imbibitionswasser), namentlich wenn sie einmal chemisch oder thermisch gequollen und dauernd verkürzt sind. Die Saite in unserem Modell entspricht also in dieser Hinsicht nicht einem inogenen Element des Muskels, sondern vielmehr einem ganzen Muskel.

Dieser Umstand muss ausdrücklich hervorgehoben werden, weil man sonst in der sehr geringen Grösse des in mechanische Arbeit verwandelbaren Bruchtheils der zugeführten Wärmemenge einen ernstlichen Einwand gegen die Ableitung der Muskelarbeit aus Wärme erblicken könnte.

In der That beruht der Einwand, welchen A. FICK[1] gegen die in dieser Schrift entwickelte Auffassung vom Ursprung der Muskelkraft erhoben hat, auf der Voraussetzung, dass die Masse der doppelbrechenden inogenen Theilchen zu einem grossen Betrag, »wohl zu mindestens einem Drittel der Muskelsubstanz angeschlagen werden darf«. Dies nun ist nach meiner Ansicht enorm viel zu hoch geschätzt. Es mag allenfalls zugegeben werden, dass die doppelbrechenden »sarcous elements« im Ruhezustand der Faser etwa ein Drittel der Masse bilden, obschon auch das auf Grund der mikroskopischen Thatsachen zu viel ist, denn es befinden sich auch zwischen den sarcous elements, in den Querscheiben, wie nicht mehr bezweifelt werden kann, überall sehr merkliche Mengen interfibrillären Sarcoplasmas. Aber, hiervon auch abgesehen: die sarcous elements sind, wie ich von Anfang an (1872) betont habe, nicht identisch mit den doppelbrechenden contractilen Elementen, sondern enthalten diese nur eingebettet in eine wasserreiche, reizbare und reizleitende, also organisirte Substanz, in welcher, wie die Zuckungen isolirter Fibrillen lehren, auch thermogene und electrogene (s. unten) Theilchen enthalten sein müssen. Aus der Thatsache, dass die »Fleischtheilchen« im Mikroskop homogen doppelbrechend erscheinen (was übrigens auch nur mit Einschränkung gilt), darf doch nicht geschlossen werden, dass sie wirklich durch und durch aus doppelbrechenden Theilchen bestehen. Wenn diese Elemente und ihre Abstände unterhalb der Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegen, werden die Fleischtheilchen nothwendig homogen und doppelbrechend erscheinen müssen[2]. Die Masse der letzteren kann

[1] PFLÜGER's Archiv Bd. 53. 1983. S. 610.

[2] Bei sehr geringem Gehalte an doppelbrechenden Theilchen wird andererseits die contractile Substanz, wegen der Kleinheit dieser Theilchen, einfachbrechend erscheinen können. Das ist nach meiner Ansicht der Fall beim gewöhnlichen »ungeformten« contractilen Protoplasma (Plasmodien, Amoeben u. s. w.), das sich denn auch nur mit einer vergleichsweise sehr geringen Kraft contrahirt.

also sehr wohl die der in ihnen enthaltenen inogenen Elemente viele Male übertreffen. Wieviel mal — ob 10 ob 1000 mal oder mehr — darüber kann man einstweilen noch verschiedener Ansicht sein. Nichts hindert aber, so weit ich sehe, sie für sehr vielmal grösser zu halten.

Es ist, wie ich glaube, nicht wohl möglich. annähernd zu berechnen, welchen Bruchtheil der Muskelmasse die inogenen Theilchen bilden müssen, falls sie in thermodynamischem Kreisprocess mechanische Arbeit erzeugen. Wir wissen nichts über ihre Wärmecapacität, über ihre Form (die ich sehr lang faserartig vermuthe), ihre Dimensionen, ihre Abstände von den Herden der chemischen Thätigkeit, von welchen aus sie geheizt werden, nichts von den entsprechenden Verhältnissen der übrigen. nur passiv beweglichen festen Bestandtheile der sarcous elements. Und wenn wir auch die Wärmemenge bestimmen könnten, welche in jedem einzelnen Herd erzeugt wird, so wüssten wir damit doch noch nichts über die Form und Dauer des zeitlichen Ablaufs dieses Processes, von denen in jedem Augenblick die absoluten Temperaturen jedes einzelnen Punktes und damit die Temperaturgefälle, worauf es wesentlich ankommt, abhängen. Inzwischen kommt man auch bei den unserer Theorie ungünstigsten Annahmen nothwendig zu dem Resultat, dass die verkürzenden Kräfte an ausserordentlich viel mehr Punkten der Masse wirksam sein müssen, als es der Fall sein kann, wenn die chemische Anziehung direct bewegend wirkt. Die Wirkungssphäre der chemischen Herde ist nach unserer Vorstellung nothwendig eine ungemein viel grössere, etwa wie die eines Bogenschützen oder Schleuderers im Vergleich zu der eines Ringkämpfers. Und dies scheint mir der wesentliche Punkt zu sein.

Das Verhältniss zwischen der Masse der inogenen Theilchen und der der übrigen Muskelsubstanz könnte also sehr wohl ein ähnliches sein, wie das Verhältniss zwischen dem Volum der Saite und dem des ganzen Gefässes in unserem

Modell. In dieser Beziehung würde die Saite also einem inogenen Element zu vergleichen sein.

Wenn man statt der gequollenen Saite einen wasserarmen Körper wählt, von dessen Masse ein viel grösserer Bruchtheil doppelbrechend und thermisch contractil ist, so lassen sich mit solchem Modell thatsächlich viel höhere Bruchtheile der zugeführten Wärme in mechanische Arbeit verwandeln. Ein solcher Körper ist z. B. der Kautschuk, der bekanntlich durch Dehnung einaxig doppelbrechend und damit thermisch contractil wird. Er ist zwar auch im reinsten Zustand keine homogene Substanz sondern ein Gemenge verschiedener Stoffe, von denen gewiss nicht alle bei der thermischen Verkürzung activ betheiligt sind, aber da er doch im Vergleich zu einer gequollenen Sehne jedenfalls als relativ homogen gelten kann, so darf man annehmen, dass die Wirkung des Zugs auf seine optischen und mechanischen Eigenschaften sich wenigstens an einem relativ grossen Theile, vielleicht an den meisten Punkten seiner Masse äussern wird, dass also ein im Vergleich zu unserer Saite bedeutender Bruchtheil der ganzen Masse activ thermisch contractil sein wird. In der That ist denn auch die verkürzende Kraft, welche ein Kautschukfaden bei Erwärmung um eine bestimmte Anzahl Grade entwickeln kann, sehr viel grösser als die gequollener Sehnen, und als die der kräftigsten Muskeln von gleichem Querschnitt. Gute Fäden von Gummi elasticum von nur $^1/_8$ □ mm Querschnitt können noch Lasten von mehr als 800 g bequem heben, wenn sie um bloss etwa 20° C. über die Zimmertemperatur erwärmt werden. Für 1 □ cm Querschnitt entspricht dies schon einer Kraft von mehr als 800 $\times$ 800 g = 640 Kilogramm, etwa dem 60fachen Werth der Kraft, welche ein menschlicher Wadenmuskel bei stärkster tetanischer Erregung entwickeln kann! Wie die im Anhang VII mitzutheilenden Versuche näher lehren, kann man dementsprechend mit diesem Material einen ansehnlichen Bruchtheil der aufgenommenen Wärme

in Arbeit verwandeln. Ob Technik und Industrie von der Verfolgung dieses Wegs werden Nutzen ziehen können, ist für unsere Frage gleichgiltig und kann zweifelhaft erscheinen. aber wohl kein Ding der Unmöglichkeit.

Jedenfalls wird man nach diesen Thatsachen, wie ich glaube, nicht mehr die Berechtigung der Annahme bestreiten können, dass die Ursache der Kraftentwickelung bei der lebendigen Muskelcontraction **in der Erwärmung doppelbrechender Theilchen** gelegen sei. Und in diesem Resultat möchte ich den Hauptgewinn der vorliegenden Untersuchung erblicken.

Mit diesem Ergebniss ist aber freilich noch nicht zugleich die weitere Frage entschieden, ob es sich einfach um eine Transformation calorischer in mechanische Energie in aequivalentem Verhältnisse handle, wie etwa in einem CARNOT'schen umkehrbaren Kreisprocess. oder um eine Auslösung aufgespeicherter Spannkräfte durch die Wärme, oder, was vielleicht das Wahrscheinlichste. um beiderlei Processe zugleich. Hätte man es nicht oder nicht nur mit einfacher Transformation zu thun, so müsste man sich. wie mir scheint. die Inotagmen vorstellen als Apparate die, etwa wie gedehnte Kautschukfäden, einen Vorrath mechanischer Spannkraft bergen, welcher im Ruhezustand durch irgendwelche Hemmung oder Sperrung am Uebergang in actuelle Energie verhindert wird, aber durch Wärme bei genügender Gegenwart von Wasser ausgelöst werden kann. Auf das Bestehen solcher Spannungen weist ja das Doppelbrechungsvermögen hin. Die Muskelcontraction würde dann nicht, oder nicht nur, der Zusammenziehung einer chemisch oder thermisch geschwächten, sondern mehr der einer noch jungfräulichen Sehne entsprechen. Während aber bei der letzteren eine Wiedererzeugung der durch die Wärme ausgelösten und verbrauchten Spannkräfte aus in der Sehne selbst vorhandenen Energiequellen nicht stattfindet, würde der Muskel das Vermögen besitzen, den verbrauchten Theil der Energie sogleich zu regeneriren. sei es durch Rück-

führung der verkürzten Inotagmen in den früheren gespannten Zustand, sei es durch Bildung neuer Inotagmen.

Die hierfür erforderliche Energie kann in letzter Instanz natürlich nur aus der potentiellen chemischen Energie der Bestandtheile des Muskels stammen, und zwar würde der Vorgang wohl im Princip derselbe sein müssen, wie bei der ersten Entstehung der doppelbrechenden contractilen Elemente während des Werdens und Wachsens der Fibrillen, der vielleicht[1] in der Krystallbildung ein Analogon hat[2].

Beim Kautschuk wird die zur Erzeugung neuer Arbeit aus Wärme erforderliche Spannkraft durch Aufwand äusserer Arbeit (Dehnung durch ein Gewicht z. B.) erzeugt. Durch chemische oder thermische Quellung geschwächte Darmsaiten verhalten sich ähnlich aber nicht gleich. Sie können, wie die im Anhang (Tab. II) mitgetheilten Zahlen beweisen, sich auch unbelastet bei Abkühlung sehr bedeutend wieder verlängern, und sind dann aufs Neue fähig, sich beim Erwärmen zu verkürzen und Arbeit zu leisten. Ihr Verhalten nähert sich in dieser Hinsicht weit mehr dem lebendiger quergestreifter Muskeln, welche, nach Entlastung auf dem Gipfel der Contraction, ihre anfängliche Länge noch vollkommener wieder anzunehmen pflegen. Wie bekannt, ge-

---

[1] Man vergleiche die auf interessante Versuche gegründeten sehr lesenswerthen Ausführungen von V. v. Ebner a. a. O. p. 219—232.

[2] Es mag hierbei auch an Mitscherlich's Entdeckung des ungleichen thermischen Ausdehnungsvermögens doppelbrechender Krystalle und speciell an die Thatsache erinnert werden, dass bei einaxigen Krystallen Verkürzung in einer Richtung, Verlängerung senkrecht dazu, bei Erwärmen beobachtet ist. Wie verwickelte Beziehungen zwischen den optischen und mechanischen Eigenschaftan aber schon bei diesen verhältnissmässig so einfachen Körper bestehen, lehrt die Erfahrung, dass keineswegs bei allen Krystallen, bei denen die optische Axe mit der Richtung der grössten Elasticität zusammenfällt, dieselbe auch die der grössten Ausdehnung durch die Wärme ist; sie kann auch die der kleinsten sein. Vgl. P. Groth, Physik. Krystallographie. Leipzig 1876. S. 134 Anm. — W. Ostwald, Lehrb. d. allg. Chemie. Erster Bd. 2. Aufl. Leipzig 1891. S. 892 flg.

schicht dies jedoch auch bei den Muskeln nicht vollständig, wenn sie nicht noch durch Aufwand äusserer Arbeit wieder gedehnt werden. was im Leben thatsächlich immer durch die elastischen Kräfte gedehnter Sehnen, Bänder, Häute, Knorpel, durch Zusammenziehung von Antagonisten, Blutdruck, Schwere der Knochen u. s. w. bewirkt wird.

Der Hauptsitz der Kraftquelle für die Wiederkehr der elastischen Spannkräfte im Muskel müsste jedenfalls — dies lehren direct die mikroskopischen Beobachtungen — im Allgemeinen in der Substanz der Fibrillen selbst liegen. Denn schon die einzelnen Fibrillen strecken sich activ, wie der stark geschlängelte Verlauf beweist, den sie bei der Erschlaffung annehmen in Fällen, wo Widerstände in der Umgebung die Geradestreckung verhindern[1]. Eine Veranlassung zu dieser Wiederstreckung werden elastische Spannungen geben müssen, die in den sarcous elements, bezüglich in der organischen Fibrillensubstanz, durch die Verkürzung der darin befindlichen Inotagmen selbst, auxotonisch, geschaffen werden, wozu sich dann unter normalen Bedingungen noch die gleichfalls durch die Contraction erst erzeugten und mit ihr wachsenden Spannungen derjenigen Theile der Muskelfasern fügen, mit denen die contractilen Fibrillenabschnitte mechanisch wirksam verbunden sind: isotrope Segmente der Fibrillen, Sarcolemm, interfibrilläre Substanz.

Wie gering man nun auch im Allgemeinen die Bedeutung aller dieser rein mechanischen Momente für die Wiederherstellung des Verkürzungsvermögens im Muskel schätzen möge[2], jedenfalls besteht eine, wie mir scheint, sehr beach-

---

[1] Nirgends lässt sich dies so leicht und vollkommen beobachten, wie an den Muskelfibrillen von STENTOR. Vgl. Contractilität und Doppelbrechung, PFLÜGER's Archiv. Bd. XI. 1884. S. 446.

[2] Diese Bedeutung ist übrigens keineswegs immer gering. Der gereizte Schliessmuskel von Bivalven scheint sich erst bei stärkerer Belastung wieder gehörig auszudehnen. Beim Stielmuskel der Vorticellinen wird die Energie der Verkürzung ohne Zweifel hauptsächlich in elastische Spann-

tenswerthe Aehnlichkeit zwischen unserem Modell und dem lebendigen Muskel darin, dass bei beiden die Grösse der durch einen bestimmten Reiz, bezüglich durch eine bestimmte Temperaturerhöhung erzeugten verkürzenden Kraft von der Belastung abhängt und zwar bei beiden in gleichem Sinne. ADOLF FICK[1] beobachtete zuerst die überraschende Thatsache, dass der Schliessmuskel von Anodonta schwerere Gewichte höher hebt als leichte, und von ihm unabhängig zeigte R. HEIDENHAIN[2], dass der nämliche Reiz auch im gedehnten quergestreiften Muskel mehr mechanische Energie frei machen kann als im nicht gedehnten.

Abhängigkeit der verkürzenden Kraft von der Anfangsspannung.

Dasselbe gilt, wie die im Anhang (IV, VII, VIII) mitgetheilten Versuche zeigen, sowohl für chemisch gequollene wie für thermisch verkürzte, für gedehnt und für nicht gedehnt gewesene Saiten und ebenso für die Quellung bei constanter Temperatur. Die Uebereinstimmung mit dem Muskel erstreckt sich auch auf das Quantitative, insofern die Unterschiede in beiden Fällen Grössen gleicher Ordnung sind.

Für unsere Theorie haben diese, anscheinend überraschenden Thatsachen so wenig Unerwartetes, dass sie vielmehr aus ihr vorherzusagen waren. Denn Einflüsse, welche die doppelbrechende Kraft erhöhen, müssen nach unserer Auffassung im Allgemeinen das Verkürzungsvermögen steigern. Thatsächlich nun erhöht, nach den Ver-

---

kraft der den Muskelfaden umhüllenden festen Stielmasse umgesetzt, welche Spannkraft bei der Erschlaffung des Muskels wieder zur Dehnung dieses letzteren und damit auch zur Erzeugung neuer, für Contractionszwecke verwendbarer elastischer Spannkraft verwerthet wird. Die während der Muskelzuckung nach aussen zu leistende mechanische Arbeit (Verschiebung des Thierkörpers im Wasser in der Richtung des Befestigungsorts des Stiels) ist denn auch in diesem Falle sehr gering und nur wenig verschieden von der während der Erschlaffung zu leistenden.

[1] A. FICK, Beitr. zur vergleich. Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863. S. 53.

[2] R. HEIDENHAIN, Mechanische Leistung, Wärmeentwickelung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864. S. 114.

suchen V. VON EBNER's[1]. Dehnung die doppelbrechende Kraft bei Sehnen, glatten Muskeln und, unter bestimmten Bedingungen, auch nachweislich bei quergestreiften Muskelfasern. Auch elastische Fasern, ja Kautschukstreifen zeigen dasselbe. Es ist deshalb von Gewicht, dass auch für diese letzteren die nämliche Abhängigkeit der verkürzenden Kraft von der Anfangsspannung sich experimentell nachweisen lässt[2].

Nun hat freilich HEIDENHAIN gezeigt, dass im Muskel nicht nur die mechanische Energie sondern auch Wärmeentwickelung und Milchsäurebildung mit der Anfangsspannung wachsen. Es ist aber, wie mir scheint, noch keineswegs entschieden, ob diese beiden Wirkungen nicht zum Theil Folge- oder Begleiterscheinungen statt Ursachen der gesteigerten mechanischen Thätigkeit sind. Die Milchsäurebildung hat mit der Krafterzeugung im Muskel bei der Zuckung wahrscheinlich überhaupt nichts zu thun. Einmal erklärt sie nach BUNGE's schon erwähnter Berechnung die Grösse der möglichen Arbeit nicht; dann braucht sie nach DU BOIS-REYMOND's Entdeckungen über den Einfluss ungleich schneller Erwärmung auf die Reaction des Muskels zu ihrer Entstehung zu viel Zeit; endlich scheint sie nach demselben Forscher manchen Muskeln (z. B. Vogelmagen) zu fehlen. Und in Betreff der gesteigerten Wärmebildung ist einmal an die mit jeder Quellung verbundene Temperatursteigerung zu erinnern, jedenfalls aber zu beachten, dass nach HEIDENHAIN's Versuchen beim Muskel die mechanische Arbeit sehr viel schneller mit der Belastung wächst als die Wärmeproduction. Diese letztere Thatsache wenigstens würde aus dem Einfluss der Belastung auf die doppelbrechende Kraft genügend erklärt werden können. Die Einwirkung der Spannung auf die

---

[1] a. a. O. S. 50 (Sehnen), 60 (Knochen), 71 (Knorpel), 80 u. flg. (quergestreifte Muskeln), 178 flg. (glatte Muskeln) u. s. w.

[2] s. Anhang IV.

chemische Arbeit und damit auf die Wärmebildung kann sehr wohl eine indirecte sein, z. B. auf der infolge veränderter Dehnung eintretenden Aenderung der räumlichen Anordnung der chemisch wirksamen Theilchen beruhen. Diese Aenderung muss ja nothwendig sehr erheblich und dabei sehr verwickelt sein, da einmal Fibrillen, interfibrilläre Substanz und Sarcolemma und dann auch die verschiedenen einfach und doppelt brechenden Glieder der Fibrillen selbst sehr ungleich dehnbar und ungleich elastisch sind. Es wäre wunderbar, wenn dies sich nicht auch in den chemischen Processen äusserte. Für die Identität der chemischen und mechanischen Anziehungskräfte im Muskel beweist meiner Meinung nach jene Abhängigkeit nichts.

Weitere Unterschiede des Modells vom Muskel.

Es würde unbillig sein, von unserem Modell eine mehr als principielle Aehnlichkeit in den Leistungen mit dem Muskel erwarten zu wollen. Schon der blosse Unterschied der ins Spiel kommenden absoluten Dimensionen muss im Einzelnen höchst auffällige Unterschiede der Erscheinungen zur Folge haben können. Namentlich im zeitlichen Verlauf. Wegen der viel tausendmal grösseren Entfernungen der thermogenen von den inogenen Theilchen im Modell wird auch bei gleichem Temperaturunterschied und sonst gleichen thermischen Bedingungen im Modell viel längere Zeit verlaufen, ehe die Anfangstemperatur der Verkürzung in den Inotagmen erreicht ist, viel länger ehe alle quellenden Elemente das Temperaturmaximum angenommen, viel länger ehe die Temperatur beim Sinken sich mit der der Umgebung wieder ins Gleichgewicht gesetzt hat. Aus diesem Grunde reicht bei unserem Modell schon eine äusserst geringe Reizfrequenz aus, um anstatt einer einfachen Zuckung einen »Tetanus« zu erzeugen. Intervalle von einigen Secunden können dazu genügen. An die Erzeugung von so raschem Wechsel von Spannung und Erschlaffung, dass ein hörbares, dem Muskelgeräusch entsprechendes Phänomen entstehen könnte, ist aus demselben Grunde nicht zu denken.

Tetanus.

Muskelgeräusch.

Wer aber etwa zweifeln wollte, ob die in quergestreiften Muskeln durch Reize hoher Frequenz zu erzeugenden Töne durch entsprechend raschen Wechsel der Temperatur und damit der elastischen Kräfte der Inotagmen hervorgerufen werden können, der sei an die in nicht minder hohen Tönen sich äussernden Oscillationen erinnert, in welche die schwere Masse des Trevelyanschen Instruments aus gleicher Ursache geräth.

Es wäre übrigens selbstverständlich verkehrt, aus dem Unterschied der Dimensionen allein die Unterschiede in der Dauer des Latenzstadiums und des Contractionsverlaufs verschiedener Muskeln und unseres Modells erklären zu wollen. Denn bei glatten Muskeln, wo es sich doch auch nur um molekulare, höchstens mikroskopische Entfernungen handeln kann, dauern ja die entsprechenden Zeiträume häufig ebenso lange oder selbst länger als an unserem Modell. Man erinnere sich z. B. des Schliessmuskels der Muscheln, der auch äusserlich so sehr an Sehnen erinnert.

Wesentlich mitbestimmend auf die Schnelligkeit des Eintritts und Verlaufs der mechanischen Erscheinungen wird immer die Schnelligkeit und Grösse der Wärmebildung durch die chemisch activen Moleküle und daneben auch die specifische Beschaffenheit (doppelbrechende Kraft, Wärmecapacität, Elasticität u. s. w.) Zahl und Anordnung der inogenen Theilchen wie die Beschaffenheit der übrigen Masse sein müssen.

Es sind ja die Bedingungen im Muskel, als in einem durch Stoffwechsel sich erhaltenden, nicht bloss als elastischer Körper thätigen Organe, in qualitativer wie quantitativer Hinsicht so sehr verschieden und dabei so viel complicirter als in unserem Modell, dass es gewagt erscheinen muss, bereits jetzt den Erklärungsversuch auf viele Besonderheiten auszudehnen und speciell Rechenschaft geben zu wollen auch nur etwa von der Mehrzahl der die Thermodynamik des Muskels betreffenden Thatsachen, deren Kenntniss wir be-

sonders den ausgezeichneten Forschungen von R. HEIDENHAIN und A. FICK zu danken haben. Es muss vorläufig genügen, wenn unsere Vorstellung mit keiner bekannten Thatsache in Streit ist und die Hauptvorgänge in ungezwungener Weise erklärt. Und dies ist, soweit ich den Thatbestand der Muskelphysiologie übersehe, wohl der Fall.

Dennoch möge wegen der Wichtigkeit und Tragweite des zu Grunde liegenden Princips die Brauchbarkeit unserer Theorie wenigstens noch an einigen ihrer wichtigsten Consequenzen schon jetzt näher geprüft werden.

Formveränderungen todtenstarrer Muskeln durch Aenderungen der Temperatur.

Es ist eine wie mir scheint nothwendige Folge unserer Auffassung, dass Verkürzung durch Erwärmung und Verlängerung durch Abkühlung sich auch an nicht mehr reizbaren Muskeln muss hervorbringen lassen, falls sie noch doppelbrechend sind und ihre Structur nicht so weit zerstört ist, dass merkliche Wirkungen nach aussen unmöglich gemacht werden, z. B. durch regellose Lage der Inotagmen, bezüglich der sarcous elements oder Querscheiben, oder durch Vergrösserung der inneren Widerstände durch Festwerden gelöster Stoffe u. s. w.

Dass auch todte Muskeln beim Erhitzen noch in der Längsrichtung schrumpfen können, ist freilich schon eine alte Erfahrung. Es ist aber, soviel ich weiss, nicht sicher nachgewiesen, ob diese Schrumpfung auch wirklich von der contractilen Substanz ausgeht und nicht etwa auf der Verkürzung von im Muskel enthaltenem und den Muskel umspinnendem Bindegewebe, eventuell auch mit von Blutgefässen und Nerven beruht. Angaben, aus welchen eine Wiederverlängerung der todten Muskelfasern bei der Abkühlung mit Sicherheit gefolgert werden könnte, sind mir überhaupt nicht bekannt. Die Versuche von SCHMULEWITSCH[1] haben an überlebenden quergestreiften Muskeln im Bereich zwischen 2° C. und 28° C. Verkürzung beim Erwärmen, Ver-

[1] Centralblatt f. d. med. Wissenschaft. 1867, S. 81 u. 1870, S. 609.

längerung beim Abkühlen ergeben. SAMKOWY[1] sah dasselbe zwischen 0° und 32° bei lebenden Froschsartorien und am Sternomastoideus des Kaninchens zwischen 19° und 37° C. Hiernach läge die Anfangstemperatur für thermische Verkürzung im lebenden Muskel scheinbar weit unter der normalen Körpertemperatur. Die wahre oder doch die hauptsächliche Ursache dieser Verkürzung dürfte aber wohl in der durch die Erwärmung gesteigerten chemischen Umsetzung, also in der Wärmebildung liegen, nicht in directer Temperaturerhöhung der Inotagmen. Todte Muskeln zeigten nach jenen Autoren die Erscheinung nicht. Sie haben jedoch höhere Temperaturen als 32° bis 37° wie es scheint nicht angewandt.

Ich habe deshalb Versuche zur Entscheidung dieser Frage angestellt an getrockneten und in Wasser wieder aufgeweichten, an wärmestarren und an in Alkohol erhärteten, möglichst bindegewebs- und gefässfreien Muskeln (Herz, Adductores femoris, Sartorius, von dessen äusserer Fläche das Perimysium abgezogen war, alle vom Frosch). Hierbei diente der oben beschriebene Apparat. Doch war die Drahtspirale entfernt und die Erwärmung des schwach belasteten und mit dem Hebel verbundenen, am Stativ befestigten Muskels geschah einfach innerhalb der Flüssigkeit des Reagirglases mittels untergehaltener Flamme, oder durch plötzliches Eintauchen in die vorher erwärmte Flüssigkeit, zuweilen auch — was die feinste Regulirung gestattet — auf galvanischem Wege mittels einer aussen um das Reagirglas gewundenen dünnen Kupfer- oder Platinadrahtspirale, durch welche ein mittels einer Widerstandsschraube beliebig zu regulirender electrischer Strom lief. Indem ich wegen der Einzelheiten auf die im Anhang mitgetheilten Protokolle (Tab. VI *a*, *b*, *c*) verweise, sei nur das Hauptresultat hervorgehoben.

In allen Fällen konnte bei nicht allzugrosser Belastung

[1] Arch. f. die ges. Physiol. u. s. w. von PFLÜGER. Bd. 9. 1874, S. 399

durch mässiges Erwärmen Verkürzung, durch Abkühlen Verlängerung hervorgerufen werden. Die Grösse der Verkürzung betrug zuweilen bis über 20 % und wuchs mit der Grösse der Temperatursteigerung. Bei beliebiger constanter Temperatur blieb die Länge constant. Bei Abkühlung konnte die anfängliche Länge vollständig wieder erreicht werden, häufig selbst dann noch, wenn die thermische Verkürzung ziemlich hohe Grade (5—10 %) erreicht hatte. Die Anfangstemperaturen lagen ziemlich hoch über dem zur Wärmestarre genügenden Wärmegrad: auf 45°, 58°, 60° C. — Die bei der Verkürzung entwickelte Kraft überstieg in vielen Fällen weit 100 g per qcm Querschnitt Muskel, war also freilich viel geringer als die der lebendigen Muskeln. Dies ist jedoch nur den Erwartungen entsprechend, schon weil die Kraft der Verkürzung überhaupt um so kleiner ist, je weiter die Verkürzung schon vorgeschritten und ausserdem zu erwarten ist, dass die Bedingungen zur Entwicklung mechanischer Wirkungen nach aussen durch das Absterben und Starrwerden des Muskelinhalts sich erheblich verschlechtern werden. Auch diese Versuche liessen sich am nämlichen Object beliebig oft mit gleichem Erfolge wiederholen.

Hat sich somit auf diesem wichtigen Punkte unsere Theorie bewährt, so scheint sie bei flüchtiger Betrachtung auf einem anderen, nicht minder wichtigen, ernstlicher Schwierigkeit zu begegnen: bei der Erklärung der Erscheinungen der Todtenstarre, speciell der Wärmestarre. Todtenstarre. Zwar hätte es keine Schwierigkeit, das Kürzerwerden der Muskeln aus der durch die Wärmezufuhr von aussen gesteigerten Wärmebildung im Inneren zu erklären. Aber man sollte, so scheint es, nach Ablauf der physiologischen Verbrennung bei nun abnehmender Temperatur eine, wenn auch mässige Wiederverlängerung erwarten, wenn wirklich nur die Temperatur der Inotagmen in jedem Augenblick den Verkürzungsgrad bedingt. Der wärmestarre Muskel bleibt aber, wie der Augenschein lehrt, dauernd verkürzt.

Dieser Umstand, welcher übrigens noch näher auf die Grenzen seiner Giltigkeit geprüft zu werden verdient, liefert indessen der Erklärung keine Schwierigkeit, weil keineswegs bloss die Temperatur der Inotagmen den Verkürzungsgrad bestimmt. Wie oben gezeigt ward, hängt dieser auch bei gewöhnlicher Temperatur in sehr auffälliger Weise von der Zusammensetzung der imbibirten Flüssigkeit ab. Speciell quellen und verkürzen sich die Muskelelemente stärker in sehr verdünnten organischen Säuren, wie Milchsäure, und bleiben in diesem verkürzten Zustand jedenfalls so lange die Säure nicht neutralisirt oder sonst wie entfernt wird. Diese »chemische Quellung« kann nun bei einer gewöhnlichen mässigen Zuckung nach unseren früheren Auseinandersetzungen nicht wohl merklich mitwirken, weil viel zu wenig Säure gebildet wird, die gebildete Säure auch ausserdem zu schnell neutralisirt und wohl auch weiter verbrannt wird. Im blutdurchströmten Muskel wird selbst eine stärkere Säurebildung durch die Spülung mit alkalischer Flüssigkeit unwirksam gemacht werden können. Aber in dem übermässig angestrengten und namentlich dem der Blutcirculation beraubten, der Todtenstarre verfallenden Organ häuft sich erfahrungsgemäss Säure in sehr merklicher Menge an und diese grössere Menge wird wohl eine dauernde Verkürzung durch chemische Quellung bedingen müssen. — Dass die Wiederausdehnung nach Ablauf der Erstarrung übrigens schon durch die infolge der Myosingerinnung und Ausscheidung von Alkalialbuminat eintretende Vergrösserung der inneren Reibungswiderstände sehr erschwert sein muss, bedarf kaum der Erwähnung. Der Muskel ist ja erfahrungsgemäss im starren Zustande schwerer dehnbar.

Unterschied zwischen physiologischer Contraction und Starreverkürzung

In dem Umstande, dass bei der Zuckung die »thermische Quellung« bei der dauernden Starrecontraction die »chemische Quellung« überwiegt, liegt, glaube ich, einer der Hauptunterschiede zwischen beiden Vorgängen. Auch zwischen den verschiedenen Arten der Starre (Wasserstarre,

spontane oder Zeitstarre etc.) werden in dieser Hinsicht Unterschiede bestehen. Schon die Schnelligkeit des Erstarrens wird Unterschiede bedingen müssen, indem z. B. bei der Erstarrung durch rasche Temperatursteigerung die innere Wärmebildung relativ mehr zur Verkürzung beitragen wird, als bei ganz allmählichem Erwärmen oder langsamer spontaner Erstarrung. Bei der »Wasserstarre« spielt jedenfalls die chemische Quellung eine Hauptrolle, bei der durch übermaximale elektrische Reize hervorzurufenden »electrischen Starre«, ja schon bei einem anhaltenden zu Ermüdung führenden Tetanus möchten beide Processe sich stark betheiligen. Auch in Bezug auf die Auffassung des Muskeltonus eröffnet unsere Theorie neue Gesichtspunkte, indem sie auf zwei verschiedene Quellen dieser Erscheinung, eine chemische und eine thermische weist und damit die Unterscheidung eines »Chemotonus« von einem »Thermotonus« nahelegt. Alle diese Verhältnisse verdienen vom Gesichtspunkt unserer Theorie aus eigene, eingehende Untersuchung.

Muskeltonus.

Unhaltbarkeit der pyroelectrischen Theorie von G. E. Müller.

Unsere Erwärmungsversuche an Modell und Muskel enthalten, wie man bemerkt haben wird, eine sehr bündige Widerlegung der neuerdings von G. Elias Müller [1] mit grosser Gelehrsamkeit und Aufgebot ungewöhnlichen Scharfsinns aus freilich zum Theil sehr willkürlichen und anfechtbaren Annahmen abgeleiteten Contractionstheorie. Nach dem Göttinger Gelehrten ist die Muskelverkürzung die Folge electrischer Anziehung und Abstossung doppelbrechender Krystalloide, deren Pole durch Erwärmung electrisch geladen werden, die Muskelkraft also pyro-electrischen Ursprungs. Diese Theorie verlangt, wie ihr Autor selbst hervorhebt, dass der durch Temperatursteigerung verkürzte Muskel sich wieder verlängere, sobald die Temperatur der Krystalloide

[1] G. E. Müller, die Theorie der Muskelcontraction. Vorläufige Mittheilung. Vorgelegt von F. Klein, Nachr. von der k. Gesellsch. d. Wissensch. u. s. w. zu Göttingen. 20. März 1889. — Derselbe, Theorie der Muskelcontraction. Erster Theil. Leipzig 1891. —

constant wird, denn die electrischen Ladungen müssen dann verschwinden. Wie unsere Versuche zeigen, bleibt aber in diesem Falle der Muskel dauernd contrahirt. Seine Länge ist in jedem einzelnen Augenblicke nicht eine Function der Schnelligkeit, mit der die Temperatur wächst, sondern der absoluten Temperatur, die gerade in den doppelbrechenden Lagen herrscht. Dasselbe gilt für alle anisotropen Substanzen[1]. Hiermit fällt MÜLLER's Theorie.

Bedeutung der electrischen Vorgänge im Muskel.

Unsere Theorie nun giebt gar keine Rechenschaft von den electrischen Vorgängen im Muskel. Das würde ein ernstlicher Vorwurf sein, wenn die electrischen mit den mechanischen Vorgängen wirklich direct zu schaffen hätten. Zu solcher Annahme besteht aber wie mir scheint durchaus kein Grund[2]. Im Gegentheil. Nachdem schon v. HELMHOLTZ[3] am gewöhnlichen Muskel mittels der feinsten zeitmessenden Methoden und v. KÖLLIKER und HEINRICH MÜLLER[4] in unmittelbar anschaulichster Weise am Herzen durch den Versuch der secundären Contraction bewiesen haben, dass der electrische Vorgang jedenfalls der Hauptsache nach dem mechanischen vorausgeht; nachdem BERNSTEIN's Differentialrheotom

[1] Vgl. z. B. die im Anhang unter II und Fig. 3 mitgetheilten Versuche an Darmsaiten.

[2] Ich sehe hierbei ab von den noch zu wenig untersuchten Strömen, welche wie ich früher fand (Imbibitie als oorzaak von electriciteitsontwikkeling, in Onderzoek. ged. in het physiol. labor. etc. 3e R. D. III. 1874. S. 82) allgemein die Verkürzung doppelbrechender Gewebselemente bei »chemischer Quellung« begleiten, und sehe ebenso ab von den Strömen, welche, wie neuere noch nicht abgeschlossene Versuche mich lehrten, auch bei der thermischen Verkürzung der nämlichen Elemente auftreten. Man muss erwarten, dass diese Ströme auch in den lebenden Muskeln nicht fehlen werden. Dass sie aber die wesentliche Ursache der bei der physiologischen Erregung der contractilen Substanz auftretenden Actionsströme sein sollten, scheint mir aus den im Text anzuführenden Gründen vorläufig noch mehr als zweifelhaft.

[3] H. HELMHOLTZ, Ueber die Geschwindigkeit einiger Vorgänge in Muskeln und Nerven. Monatsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 15. Juni 1855.

[4] A. KÖLLIKER u. H. MÜLLER, Nachweis der negativen Schwankung des Muskelstroms am natürlich sich contrahirenden Muskel. Verhdl. d. phys. med. Ges. in Würzburg VI. 1856, S. 528.

den Nachweis gestattet hat, dass die in der electrischen Veränderung sich äussernde Reizwelle der Contractionswelle ein gutes Stück vorausläuft, ist es unbegreiflich, wie neuerdings die Behauptung, dass mechanischer und electrischer Vorgang im Muskel gleichzeitig stattfinden, wo nicht gar letzterer Vorgang die Folge des ersteren sei, vor einem Kreise von Physiologen[1] hat ausgesprochen werden können, ohne sofort den energischsten Widerspruch zu finden. Man kann eine Erscheinung später sehen als sie eintritt (streng genommen ist dies ja immer der Fall), aber nie früher. Zeigt der Capillarelectrometer — denn auf Versuche mit diesem Instrument gründete sich jene Behauptung — den Beginn der electrischen Schwankung im Muskel später an als das physiologische Rheoskop und später als oder doch gleichzeitig mit der Formveränderung, so zeigt er ihn eben zu spät an und beweist damit seine Untauglichkeit für diese feinen Zeitbestimmungen.

In den Nervenfasern, wo keine Spur von sichtbaren mechanischen Wirkungen, ja nicht einmal Wärmeentwickelung und chemische Thätigkeit sicher nachweisbar sind, finden bei der Reizung, beim Absterben u. s. w. dieselben electrischen Processe statt wie im Muskel. Die Grösse der electromotorischen Kräfte ist dort kaum, wenn überhaupt geringer wie im kräftigsten Muskel, jedenfalls viel bedeutender als bei den meisten glatten Muskeln. Die Leitungsvorgänge, welche mit den Contractilitätserscheinungen direct sicher nichts, wohl aber, wie das Vorauseilen der Negativitätswelle lehrt, mit den electrischen zu schaffen haben, erfolgen im Muskel in gleicher Weise wie im Nerven. Alle Unterschiede sind nur quantitativer Natur und nicht erheblicher, als sie auch zwischen Muskelfasern verschiedener Art bestehen.

---

[1] Auf dem internationalen Physiologencongress in Lüttich. 1892. Ich entnehme dies dem Bericht von Dr. H. ZWAARDEMAKER im Ned. Tydschr. voor Geneesk. 1892. Deel II No. 12.

In gleichem Sinne spricht der von W. BIEDERMANN[1] gelieferte wichtige Nachweis, »dass Froschmuskeln selbst in einem sehr vorgerückten Stadium der Wasserstarre (nach einer Stunde und später) in demselben Sinne und fast in gleichem Grade electromotorisch wirksam werden können, wie unversehrte Muskeln«, electrische Reizbarkeit und Leitungsvermögen in den durch Quellung in Wasser des Contractionsvermögens völlig beraubten Muskelstrecken nicht merklich beeinträchtigt zu sein brauchen[2], und weiter die von demselben Forscher[3] entdeckte Thatsache, »dass der quergestreifte Muskel durch Einwirkung von Aetherdämpfen in einen Zustand geräth, in welchem derselbe bei Einwirkung eines äusseren Reizes keinerlei direct wahrnehmbare Veränderungen, weder örtlich noch entfernt von der Reizstelle erkennen lässt, während dagegen an dieser letzteren galvanisch nachweisbare Veränderungen und zwar in gleicher Stärke wie vor der Narcose als Ausdruck der Erregung hervortreten.«

Electrische Organe.

Auch die Entwickelung der electrischen und pseudoelectrischen Organe liefert schöne Belege für die Unabhängigkeit der electrischen von den Contractilitätserscheinungen. Diese Organe entwickeln sich wie bekannt in den meisten Fällen nachweislich aus quergestreiften Muskelfasern. Bei dieser Entwickelung geht nun die Contractilität allmählich ganz verloren, während das Vermögen zur Erzeugung electrischer Wirkungen eine specifisch hohe Ausbildung erfährt. Der allmähliche Uebergang der Muskelstructur in die so total verschiedene des fertigen Organs lässt sich nament-

[1] W. BIEDERMANN. Ueber die Abhängigkeit des Muskelstroms von localen chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. LXXXI. Abth. III. Febr. 1880. S. 113.

[2] W. BIEDERMANN, Ueber die Einwirkung des Aethers auf einige electromotorische Erscheinungen an Muskeln und Nerven. Ibid. Bd. XCVII. Abth. III. März 1888. S. 101.

[3] Ibid. S. 102.

lich bei gewissen Rochen leicht verfolgen[1]. Die Querschichten der Muskelfasern verwandeln sich in die mächtigen, stark lichtbrechenden Lamellen, welche in vielen Lagen über einander dicht unter der Endausbreitung der Nerven liegen. Die Untersuchung im polarisirten Lichte zeigte nun[2], dass in dem Maasse, als diese Lamellen sich ausbilden, das Doppelbrechungsvermögen abnimmt, schliesslich so gut wie ganz verschwindet. Selbst in noch sehr frühen Stadien, wo das electrische Kästchen sich nur als eine starke Endanschwellung einer regelmässig quergestreiften Muskelfaser zeigt, fand ich die Doppelbrechung in den Querscheiben der Faser schon ausserordentlich viel schwächer als in gleich dicken benachbarten Schwanzmuskelfasern, sehr bald überhaupt nicht mehr merklich.

Dies Alles ist in vollkommenster Uebereinstimmung mit den Forderungen unserer Theorie. Man wird demnach eine principiell richtige Erklärung des Ursprungs der Muskelkraft geben können, ohne von den electrischen Erscheinungen Notiz zu nehmen. In einer vollständigen Theorie der Lebenserscheinungen des Muskels werden die letzteren freilich eine ebenso wichtige Rolle spielen müssen wie die Contractions-

---

[1] Vgl. u. A. J. C. Ewart, On the development of the electric organ of Raja batis. Philos. Transact. of the Roy. Soc. 1888. Vol. 167.

[2] Herr L. J. J. Muskens, der diese Untersuchungen in meinem Laboratorium bei Raja clavata vornahm, wird hierüber noch Weiteres berichten. Er soll noch im Besonderen zu entscheiden suchen, ob die stark lichtbrechenden Lamellen weiter entwickelte Zwischen- (bezw. Nebenscheiben) oder Querscheiben sind, worüber ich bisher keine Sicherheit erlangen konnte. Da aus früher entwickelten und unten noch zu besprechenden Gründen die isotrope Substanz als Sitz electrischer Wirkungen betrachtet werden muss, scheint das Vermuthen gerechtfertigt, dass die stark lichtbrechenden Lamellen der pseudo-electrischen Organe aus den isotropen Schichten hervorgehen. Ich dachte speciell an die Zwischenscheibe, die, wie ich auf Grund der Kenntnissnahme von Föttinger's Präparaten auch heute noch behaupten muss, mit den Fibrillen der motorischen Nerven in nähere Beziehung tritt. Es ist aber auch denkbar, dass sie aus den Querscheiben hervorgehen, indem in diesen die Inotagmen verschwinden und die electrisch activen, e l e c t r o g e n e n, Moleküle eine höhere Ausbildung erreichen. Die electrische Entladung substituirt die Contraction.

vorgänge. Wer hätte aber den Muth, schon jetzt den Versuch zum Ausbau einer solchen Theorie zu wagen?

Ich möchte nur, im Anschluss an frühere Betrachtungen[1], betonen, dass die Theilchen, welche im Muskel die electrischen Kräfte entwickeln, nicht wohl dieselben sein können wie die, welche durch Verbrennung zu $CO_2$ u. s. w. die Wärme und durch die Wirkung dieser auf die doppelbrechenden Elemente auch die mechanische Arbeit liefern, dass man also überall im Muskel electrogene, thermogene und inogene Theilchen wird zu unterscheiden haben. Da in den Nerven trotz sehr starker electrischer Wirkungen keine merkliche chemische Action und Wärmebildung stattfindet, wird die mächtige chemische und thermische Thätigkeit im Muskel, wenigstens zu ihrem Hauptheil, für die specifische Leistung, die Contraction, verwendet werden, nach einem der beiden oben auseinandergesetzten Principe. Der Sitz der thermogenen Moleküle wird also auch möglichst nahe den Stellen zu vermuthen sein, an denen die inogenen Theilchen ihren Sitz haben: in den doppelbrechenden Lagen (intrafibrilläre Substanz und interfibrilläres Sarcoplasma), vielleicht auch noch in den isotropen »plasmatischen« Lagen zwischen Quer- und Nebenscheiben.

Reizleitung im Muskel.

Den electrogenen Theilchen kann kaum eine andere Function zufallen als die der Reizung und Reizleitung[2], und ihr Sitz wird in den isotropen, vielleicht auch in den anisotropen Schichten zu suchen sein. In ersteren schon deswegen, weil diese nicht contractil sind und in ihren optischen und chemischen Eigenschaften den Nervenfibrillen, bezüglich dem Axolemminhalt, am nächsten kommen, auch nach FÖTTINGER's Entdeckung mit den Nervenfaserenden in näherer Berührung stehen als die doppelbrechenden Schichten.

---

[1] PFLÜGER's Archiv XI. 1874. S. 461 flg.

[2] Ueber die Beziehungen der electrischen Vorgänge in Nerven und Muskeln zum Leitungsprocess der Erregung vergleiche besonders die Ausführungen von L. HERMANN, Handbuch der Physiologie I S. 255 flg.

Ferner, und hauptsächlich aber, weil es wegen der absoluten Höhe, welche sie in manchen Muskelfächern erreichen (über 0.008 mm bei vielen Insekten) kaum zulässig erscheint, eine Uebertragung des Reizes von einer Querscheibe direct auf die des nächstfolgenden Muskelfachs anzunehmen. Zwar führen die neueren Erfahrungen in der mikroskopischen Anatomie des Nervensystems (GOLGI und dessen Nachfolger) und auch die physiologischen, auf Leitung der Erregung bezüglichen Thatsachen mehr und mehr zu der zuerst für den Ureter von mir ausgesprochenen und später auf das Herz, den Darm, die Flimmerepithelien und Nervenfasern übertragenen Vorstellung, dass eine moleculare organische Continuität der Substanz keine unerlässliche Bedingung für die Fortpflanzung eines physiologischen Erregungsprocesses ist, ja dass nicht einmal Contact in physikalischem Sinne dazu erfordert wird. Aber doch scheint es, dass die Abstände, auf welche hin Reizübertragung stattfinden kann, die Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren nicht weit überschreiten. Jedenfalls wird, da man in der Thätigkeit der electrogenen Theilchen den ersten Anstoss zur plötzlichen Verbrennung der thermogenen Theilchen, also den primären Reiz für jedes Muskelfach vermuthen muss, der Abstand zwischen den beiden Arten von Theilchen nicht gross sein dürfen.

Ob aber die Fortpflanzung des Reizes durch die Querscheiben hindurch ebenfalls durch electrogene Moleküle vermittelt wird, kann zweifelhaft erscheinen. Es ist wenigstens an die Möglichkeit zu denken, dass hier die plötzliche Temperatursteigerung bei der Verbrennung der thermogenen Moleküle als Reiz von Molekül auf Molekül wirkt. Die geringe Zahl der bei mässiger Reizung im gewöhnlichen Muskel chemisch thätigen Moleküle kann nicht wohl einen triftigen Einwand bilden, da bei einer reihenweisen Anordnung der thermogenen Theilchen, in viel kürzeren Abständen der Länge als der Quere nach, die durch Ver-

brennung eines Moleküls im nächsten hervorgerufene Temperatursteigerung die Reizschwelle vielleicht überschreiten könnte. Indess empfiehlt sich die Annahme des Vorkommens electrogener Moleküle als Vermittler der Reizleitung auch in den doppelbrechenden Schichten (innerhalb der Fibrillen oder interfibrillär) einstweilen durch ihre grössere Einfachheit. Es genüge diese Fragen angeregt zu haben, von deren Entscheidung wir wohl noch weit entfernt sind.

Anwendung der thermodynamischen Theorie auf andere Contractilitätserscheinungen.

Einen Blick müssen wir aber zum Schlusse noch auf die der Muskelbewegung verwandten Contractilitätserscheinungen der Protoplasma- und Flimmerbewegung werfen. Da dieselben durch alle Uebergänge unter sich und mit der Muskelbewegung verbunden sind, muss dasselbe Erklärungsprincip bei allen Anwendung finden können. Ich glaube nun, dass unsere Theorie dieser Forderung soweit genügt, als billigerweise verlangt werden kann. Was die rein mechanischen Erscheinungen anlangt, so darf ich auf meine früheren Arbeiten[1] verweisen, in denen ich die Gründe zusammenstellte, aus welchen man vermuthen muss, dass überall Formveränderungen doppelbrechender Theilchen, hervorgerufen durch Aenderung des Imbibitionszustands, Ursache der sichtbaren Gestaltveränderungen sind, und wo ich im Einzelnen versuchte, die thatsächlich vorkommenden Typen der Flimmer- und Protoplasmabewegung aus diesem Gesichtspunkt zu erklären. V. v. EBNER u. A. haben diesem Versuch im Wesentlichen Zustimmung ertheilt, wenn sie auch in Einzelheiten, z. B. betreffs der Präexistenz doppelbrechender faserförmiger Inotagmen im nicht geformten contractilen Protoplasma, von mir abweichen.

Ein das Princip ernstlich berührender oder gar widerlegender Einwurf hat von keiner Seite erhoben werden können. Es handelt sich also wesentlich nur um die Frage,

[1] Artikel Protoplasma und Flimmerbewegung. In L. HERMANN's Handbuch der Physiologie I. Bd. 1879.

ob die Kraft der Protoplasma- und Flimmerbewegung wie im Muskel aus Wärme entstehen kann. Und hier wüsste ich nicht, was uns an dieser Annahme hindern könnte. Da in allen lebendigen Zellen physiologische Verbrennung mit $CO_2$-Bildung stattfindet, und zwar immer nur in verhältnissmässig äusserst wenig Molekülen gleichzeitig, so ist kein Zweifel, dass bei allen, wie im Muskel, Punkte sehr hoher Temperatur inmitten relativ grosser Massen von vergleichsweise sehr niedriger Temperatur vorkommen müssen, überall also die dem zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie entsprechende allgemeine Bedingung zur Verwandlung von Wärme in Arbeit realisirt ist.

Die von den thermogenen Molekülen erzeugte Wärme braucht nun keineswegs überall für sichtbare Massenbewegung verwendet zu werden, obschon dies vermuthlich sehr vielfach geschieht (Wachsthumserscheinungen, Theilungsvorgänge, Drüsensecretion, Bewegungen von Fett und anderen festen Theilchen durch Epithelzellen hin u. s. w.). Aber da, wo in der Nähe der verbrennenden Moleküle eine grössere Menge von regelmässig angeordneten doppelbrechenden quellbaren Theilchen liegt, die sich bei Erwärmung mit Kraft zu verkürzen streben, wird Gelegenheit zu lebhafteren Bewegungserscheinungen der Zellsubstanz, zu »Contractionserscheinungen« bestehen.

Flimmerbewegung.

Bei Flimmerorganen finden sich diese inogenen Theilchen stets in der ganzen Länge der Cilien. Den Sitz der thermogenen Moleküle wird man aber in der ganzen Länge des Haars nur dann zu suchen haben, falls dieses (Cilien, Griffel u. s. w. vieler Ciliaten, Spermatozoënschwänze, viele Wimpern von Epithelzellen höherer Thiere) sich in seiner ganzen Länge activ bewegen kann. Es kommen aber auch viele Fälle (sog. hakenförmige Bewegung VALENTIN's) vor, wo nur die Basis activ ihre Form verändert, also nur an der Basis thermogene, chemisch active Theilchen angenommen zu werden brauchen. Ja das Haar braucht nicht

einmal an der Basis chemisch activ zu sein, es könnte eventuell auch die thermische Wirkung von der oberflächlichen Schicht des Protoplasma ausgehen, die ja fast immer eigenthümlich differenzirt ist (Fussstücke, Wurzelfasern der Wimpern). In diesem Falle würden die Cilien auch in chemischer und physiologischer Hinsicht den gewöhnlich so genannten Cuticularbildungen näher treten, mit denen sie in morphologischer und genetischer Hinsicht ohnehin die grösste Aehnlichkeit haben. Die ziemlich allgemein grössere Geschwindigkeit der Bewegung nach der einen Seite hin (vorwärts, im Sinne der erzeugten Strömung) findet ihre Erklärung in der Plötzlichkeit der Temperatursteigerung bei der explosiven Verbrennung der thermogenen Moleküle, die langsamere Rückwärtsbewegung in dem relativ langsameren Verlauf der Abkühlung der Inotagmen der Ciliensubstanz.

Ueberhaupt sind die Unterschiede in der Form und im zeitlichen Verlauf der Bewegungen bei verschiedenen Wimpern und bei derselben Wimper unter verschiedenen Bedingungen meist schon aus blossen örtlichen und zeitlichen Unterschieden in der Wärmebildung und Temperaturabgleichung leicht abzuleiten.

Wollte man eine Schwierigkeit für unsere Theorie in der grossen Frequenz erblicken, mit der viele Cilien schwingen — eine Frequenz, die ich für die Wimpern von Flimmerepithelien früher[1] im Maximum auf wenigstens 12 in der Secunde schätzte — so wäre wie oben beim Muskel an die noch sehr viel schnelleren Schwingungen des TREVELYAN'schen Instruments zu erinnern. Dabei dürfen auch die eminent günstigen Abkühlungsbedingungen nicht ausser Acht gelassen werden, in welchen die Cilien sich zufolge ihrer schlanken Form und meist auch ihrer Lage an der Oberfläche einer mit strömender Flüssigkeit bedeckten Membran befinden.

[1] Ueber die Flimmerbewegung. Leipzig 1868, S. 22.

Das Gleiche gilt mutatis mutandis beim ungeformten contractilen Protoplasma. Hier ist aber die Zerlegung der Vorgänge in chemische, thermische und mechanische und der Nachweis der Verwandlung der verschiedenen Energieformen ineinander im Einzelnen nicht möglich, wegen der mangelnden morphologischen und functionellen Differenzirung. Die niedersten Formen contractiler Substanz, obschon anscheinend die einfachsten, sind gerade deswegen die theoretisch undurchsichtigsten, complicirtesten und somit am wenigsten zur Enthüllung der fundamentalen Principien des Energiewechsels geeignet. So wenig man aus dem Bau der Eizelle die Grundzüge des Baues des erwachsenen Organismus herauslesen kann, obschon letzterer virtuell darin enthalten ist, so wenig ist es möglich, aus den Lebenserscheinungen des nicht differenzirten Protoplasma die Principien der späteren fundamentalen Thätigkeiten der Sensibilität, der Contractilität, der Nervenleitung u. s. w. heraus zu erkennen. Will man das Wesen einer dieser Erscheinungen ermitteln, so wird der sicherste Weg der sein, von den höchstentwickelten Zuständen auszugehen, von den Fällen also, in denen man erwarten muss, dass das Grundprincip am vollkommensten und reinsten, weil von allem Nebensächlichen so weit wie möglich befreit, zu Tage tritt. Ich würde diese Bemerkungen nicht machen, wenn nicht ein vortrefflicher Forscher[1] unlängst gerade den entgegengesetzten Weg als den einzig berechtigten, ja geradezu selbstverständlichen bezeichnet hätte. Ich glaube, dass die Geschichte der Physiologie hier bereits gesprochen hat und die Geschichte unseres Problems ihren Ausspruch bestätigen wird.

Protoplasmabewegung.

---

[1] Max Verworn, Die Bewegung der leb. Substanz S. 3 u. 17.

# ANHANG.

## Versuche über Aenderungen der Form und der elastischen Kräfte doppelbrechender Gewebselemente unter chemischen und thermischen Einflüssen.

### I.

### Einfluss chemischer Quellung und Schrumpfung auf Länge und Dicke von Darmsaiten.

Zu allen Versuchen dienten, wenn nicht etwas anderes erwähnt, Darmsaiten (Violin-E) von 0.6—0.65 mm Dicke. Diese wurden in Stücken von je 100 mm Länge zerschnitten und unbelastet, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur in je etwa 100 ccm der zu prüfenden Flüssigkeit eingelegt und nach der in den Tabellen angegebenen Zeit herausgenommen und ungedehnt, aber gerade gelagert, mit einem Schieberzirkel gemessen, dessen Nonius Hundertstel von Millimetern abzulesen gestattete. Da es sich im Allgemeinen um sehr grobe Aenderungen handelte, war eine Längenbestimmung bis auf $^1/_2$ mm genau meist hinreichend. Die Dickenbestimmungen sind bei sehr starker Quellung (über 2 bis $2^1/_2$ mm Dicke) überhaupt nicht genau auszuführen, da die Form der Stücke dann nicht mehr cylindrisch bleibt. Aber auch hier sind dann die Unterschiede im Allgemeinen von so grober Art, dass auch annähernde Bestimmungen, z. B. bis auf $^1/_2$ mm genau, noch brauchbar bleiben.

## Tab. Ia.

Einfluss verschiedener Flüssigkeiten auf Länge und Dicke unbelasteter Darmsaiten. Alle Maasse sind in Millimetereinheiten angegeben.

| Imbibirte Flüssigkeit. | | Dauer der Einwirkung. | Zahl der untersuchten Objecte. | Länge nach der Quellung | | | Dicke nach der Quellung |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Mittel | Max. | Minim. | |
| Destill. Wasser | | 4 Std. | 1 | 94.5 | — | — | 1.2 |
| „ | | 18 „ | 1 | 89.5 | — | — | 1.2 |
| „ | | 1 Tag | 15 | 92.6 | 93.8 | 89.5 | 1.25 |
| „ | | 2 „ | 1 | 89.5 | — | — | 1.35 |
| „ | | 3 „ | 6 | 92 | 92.7 | 90.5 | 1.2 |
| „ | | 6 „ | 2 | 92 | — | — | 1.2 |
| Kochsalz | 10 % | 1 „ | 6 | 96 | 96.6 | 95.5 | 1.0 |
| „ | 3.3 % | 1 „ | 2 | 92 | — | — | 1.2 |
| „ | 0.6 % | 1 „ | 2 | 90.2 | 90.4 | 90.0 | 1.3 |
| Rohrzucker | 24 % | 1 „ | 1 | 91.5 | — | — | 1.3 |
| „ | 6 % | 1 „ | 2 | 92.5 | — | — | 1.3 |
| Glycerin conc. | | 1 „ | 2 | 100.0 | — | — | 0.6 |
| 1 Glycer. + 1 Aq. | | 1 „ | 9 | 89.7 | 90.0 | 89.5 | 1.4 |
| Milchsäure | 5 % | 1 „ | 2 | 63.1 | 63.8 | 62.4 | 4.1 |
| „ | „ | 3 „ | 1 | 62.0 | — | — | 4—4.5 |
| „ | 2½ % | 1 „ | 2 | 63.8 | 64.0 | 63.8 | 4.5 |
| „ | „ | 3 „ | 1 | 58.2 | — | — | 4—5 |
| „ | 0.5 % | 1 „ | 2 | 64.2 | 64.4 | 64.0 | 4.5 |
| „ | „ | 3 „ | 1 | 61.2 | — | — | 5.0 |
| „ | 0.25 % | 1 „ | 3 | 68.0 | 68.6 | 67.6 | 4—5 |
| „ | „ | 3 „ | 2 | 63.5 | 65.— | 62.— | 4.0 |
| „ | „ | 1½ St. | 3 | 76.0 | 76.2 | 75.8 | 3.0 |
| „ | 0.1 % | 2½ St. | 1 | 71.2 | — | — | 3.0 |
| Essigsäure | 5 % | 2 Tage | 2 | 69.4 | 70.0 | 68.8 | 3.5 |
| „ | 2½ % | 1 „ | 2 | 72.3 | 72.8 | 72.0 | 3.0 |
| „ | „ | 3 „ | 1 | 68.8 | — | — | 4.0 |
| Salzsäure | 5 % | 10 „ | 1 | 88.2 | — | — | 1.6 |
| „ | „ | 1 „ | 2 | 90.0 | — | — | 1.4 |
| „ | 1 % | 10 „ | 1 | 72.5 | — | — | 2.5-3.0 |
| „ | „ | 1 „ | 2 | 71.— | 72.0 | 70.0 | 2.6 |
| Kaliumhydrat conc. | | 1 „ | 3 | 68.8 | 69.0 | 68.0 | 3.5 |
| 1 „ + 19 Aq. | | 7 „ | 2 | 62.5 | — | — | 4.0 |
| „ | „ | 1 „ | 1 | 80.0 | — | — | 2.8 |

## Tab. Ib.

Wiederverlängerung und Verdünnung in Säuren und Alkalien verkürzter und verdickter Darmsaiten durch Auswaschen in reinem Wasser bei gewöhnlicher Temperatur, ohne Dehnung.

| Flüssigkeit, welche die Verkürzung verursacht hatte | Dauer der Quellung | Dauer des Auswaschens | Länge vor dem Auswaschen | Länge nach dem Auswaschen | Dicke vor dem Auswaschen | Dicke nach dem Auswaschen |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Milchsäure 5 % | 3 Tage | 1 Tag | 62.0 | 83.6 | 4.5 | 3—3½ |
| .. 2½ % | .. | .. | 58.2 | 87.3 | 4.5 | 3 |
| .. 0.5 % | .. | .. | 61.2 | 88.5 | 5 | 2.5 |
| .. 0.25 % | 2 .. | .. | 65.0 | 87.2 | 4 | 2.2 |
| .. 0.25 % | .. | 2 Std. | 62.0 | 71.2 | 4 | 1.8 |
| .. 0.25 % | 1½ St. | 5 .. | 76.2 | 93.5 | 2.8 | 1.6 |
| .. 0.10 % | .. | .. | 82.5 | 95.0 | 1.7 | 1.3 |
| Essigsäure 2½ % | 3 Tage | 1 Tag | 68.8 | 90.4 | 4 | 2.4 |
| Salzsäure 5 % | 10 .. | .. | 88.2 | 90.6 | 1.6 | 1.35 |
| .. 1 % | .. | .. | 72.5 | 91.0 | 3.0 | 1.4 |
| 1 Kalihydr. + 19 Aq. | 7 .. | .. | 62.5 | 67.5 | 4 | 4 |

Es ergiebt sich aus vorstehender Tabelle, dass selbst Verkürzungen von über 30 % und tagelanger Dauer durch blosses Auswaschen wieder völlig rückgängig gemacht werden können. Die durch Auswaschen zu erreichenden Längen sind z. Th. dieselben, welche die Saiten beim Einlegen in Wasser ohne vorherige Quellung in Säure annehmen.

## Tab. Ic.

Einfluss des Neutralisirens auf Länge und Dicke in Säuren gequollener Darmsaiten. Die Neutralisation geschah durch Eintröpfeln sehr verdünnter Lösungen von Ammoniumcarbonat bezüglich von Essigsäure unter beständigem Umrühren im Becherglas, bei gewöhnlicher Temperatur.

| Zu neutralisirende Flüssigkeit | Dauer der Quellung | Zeit der Messung nach dem Neutralisiren | Länge vor dem Neutralisiren | Länge nach dem Neutralisiren | Dicke vor dem Neutralisiren | Dicke nach dem Neutralisiren |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Milchsäure 5 % | 1 Tag | 1 Tag | 63.5 | 97.1 | 3.8 | 1.3 |
| .. 2½ % | .. | 4 Std. | 67.0 | 88.0 | 3.5 | 1.5 |
| .. 0.5 % | .. | — | 69.0 | 87.6 | 3.2 | 1.7 |

| Zu neutralisirende Flüssigkeit | | Dauer der Quellung | Zeit der Messung nach dem Neutralisiren | Länge vor (dem Neutralisiren) | Länge nach (dem Neutralisiren) | Dicke vor (dem Neutralisiren) | Dicke nach (dem Neutralisiren) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Milchsäure | 0.25 % | 2 Std. | 2 Std. | 72.0 | 94.5 | 3.0 | 1.3 |
| „ | 0.1 % | 1 Tag | 4 „ | 81.4 | 94.6 | 2.1 | 1.3 |
| Salzsäure | 1 % | „ | „ | 78.0 | 90.5 | 2.3 | 1.4 |
| Kalihydrat | 1 : 19 aq. | „ | „ | 70.5 | 89.2 | 3.5 | 1.5 |

## II.

## Einfluss allmählicher Erwärmung und Wiederabkühlung auf die Länge von Sehnen.

Von vielen in ähnlicher Weise und mit ähnlichem Resultat angestellten Versuchen sei nur einer als Typus beschrieben und abgebildet (Fig. 3). Versuchsobject war ein 13 mm langes, 1.5 mm dickes cylindrisches Stück einer Strecksehne vom Fuss

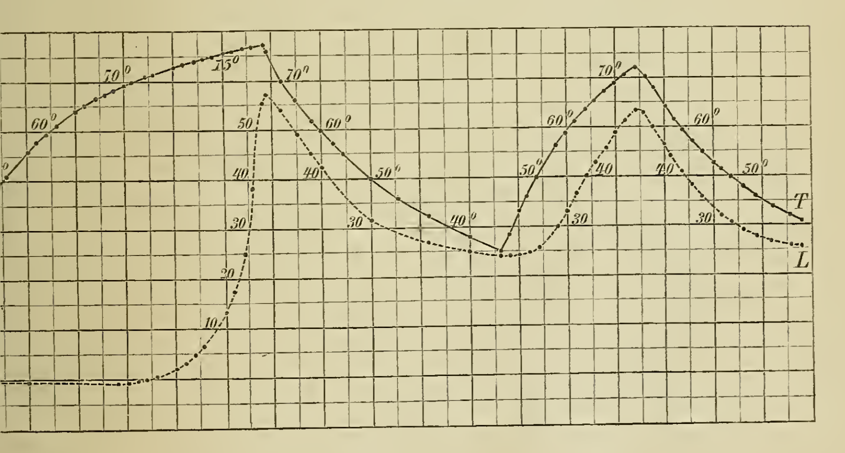



Fig. 3.

eines Hundes, welches 8 Tage in Alcohol von 60 %, dann mehrere Stunden in destillirtem Wasser gelegen hatte. Die Erwärmung geschah auf galvanischem Wege in einer aussen von

einer dünnen Kupferdrahtspirale umwundenen, sehr weiten dünnwandigen, mit Wasser gefüllten Reagirröhre, durch den Strom einer Batterie von 3 Groveschen Zellen, Abkühlung durch Oeffnen bezüglich Schwächen des Stroms. Die Belastung war constant 50 g. Die Sehne zog am kürzeren Arme der Hebelvorrichtung. Ihre Längenänderungen wurden durch die Hebelspitze 30 mal vergrössert.

In Fig. 3 stellt die obere Curve den Verlauf der Temperatur: Ordinateneinheit = 5° C., die untere den der Längenänderungen der Sehne: Ordinateneinheit = 5 mm Erhebung bez. Senkung der Hebelspitze, entsprechend 0.166 mm absoluter Längenänderung, oder, in Procenten der anfänglichen Länge von 13 mm, rund 1.3 %.

Die Abscisseneinheit entspricht einer Zeit von 2½ Minute.

Man bemerkt Folgendes. Während die Temperatur von 20° bis auf 69° steigt, findet eine kaum merkliche Verlängerung statt. Bei 69° beginnt die Verkürzung. Während nun im Lauf von 7½ Min. 75° erreicht wird, verkürzt sich die Sehne um nur etwa 2.5 %, bei weiterer Erwärmung um blos 2° im Laufe von 5 Minuten um etwa 11.7 %. Mit sinkender Temperatur tritt sogleich Erschlaffung ein, die der Temperaturabnahme zunächst gleichen Schritt hält. Gleichen Wärmegraden entsprechen jetzt aber geringere Längen als vor der Verkürzung. Nachdem die Temperatur auf 35° C. gesunken, ist noch ein Verkürzungsrückstand von etwa 6.5 % vorhanden, der, wie der Verlauf der Längencurve zeigt, auch bei weiterer Temperaturabnahme nicht wohl merklich abgenommen haben würde. Die Temperatur wächst von nun an wieder, die Länge bleibt aber zunächst constant. Doch schon bei 43° beginnt Verkürzung, welche, der Temperaturerhebung parallel fortschreitend, bei 72° bereits wieder 14 % der Anfangslänge beträgt.

Durch das erste Erwärmen ist also die Anfangstemperatur der Verkürzung von 69° auf 43° herabgesetzt und der Temperaturbezirk, innerhalb dessen die Länge sich der Temperatur proportional ändert, sehr beträchtlich ausgedehnt worden. Dieser neue Zustand ist von dauernder Art. Bei der zweiten Abkühlung nimmt die Länge der Sehne so ab, dass bei gleichen Temperaturen ziemlich dieselben absoluten Längen wie bei der vorhergehenden zweiten Erwärmung erreicht werden.

Ueber die Grösse des Verkürzungsrückstandes nach Erwärmung auf verschiedene Temperaturgrade giebt noch näheren Aufschluss :

## Tab. II.

Einfluss von 5 Minuten dauernder Erwärmung über die Anfangstemperatur auf die Dimensionen von Darmsaiten, welche mit verschiedenen Flüssigkeiten imbibirt sind. Anfangslänge aller Objecte im lufttrocknen Zustande 100 mm, Dicke 0.65 mm. Alle Stücke sind derselben E-Saite entnommen (angeblich römisches Fabrikat). Quellung und Erwärmung erfolgten ohne Belastung, letztere im Wasserbad in derselben Lösung, in welcher vorher die Saite erweicht war; die Abkühlung geschah durch Herausnehmen und Liegenlassen an der Luft auf einer Korkplatte.

| No. | Imbibirte Flüssigkeit | Temperatur, zu welcher erwärmt ward | Länge sogleich nach Beginn der Abkühlung | Länge 5 Min. nach Beginn der Abkühlung | Länge 30 Min. nach Beginn der Abkühlung | Dicke 30 Min. nach Beginn der Abkühlung |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Destill. Wasser | 100° | 30 | 33.6 | — | 3.5 |
| 2 | „ „ | 75° | 33.4 | 39.2 | 42.4 | 2.9 |
| 3 | „ „ | 65° | — | 43.2 | 46.8 | 2.8 |
| 4 | „ „ | 60° | — | 46.0 | 49.3 | 2.3 |
| 5 | „ „ | 55° | 46 | 51.2 | 53.3 | 2.4 |
| 6 | „ „ | 50° | 68 | 74.0 | 78.0 | 1.6 |
| 7 | „ „ | 47.5 | 89.5 | 90.3 | 92.5 | 1.3 |
| 8 | NaCl 10 % | 100 | — | 28.4 | — | 3.— |
| 9 | „ „ | „ | — | 28.6 | — | 3.— |
| 10 | 1 Glycer. + 1 Wass. | 100 | — | 39.8 | — | 2.4 |
| 11 | „ „ | 75 | — | 43.0 | — | 2.2 |

## III.

## Einfluss verschiedener Umstände auf die Anfangstemperatur der thermischen Verkürzung.

Zu allen Versuchen dienten 30 mm lange Abschnitte von Violin-E-Saiten. Die Erwärmung geschah sehr langsam im Wasserbade. Die Thermometercuvette befand sich unmittelbar neben der Saite, deren Bewegungen durch den Hebel 50 mal vergrössert wurden. Längenänderungen von 0.01 mm = $\frac{1}{3000}$ der Anfangslänge waren noch sicher zu beobachten.

### Tab. III a.

Abhängigkeit der Anfangstemperatur von der Art der imbibirten Flüssigkeit. — Belastung 5 g. — Vor Anfang der Erwärmung hatten die Saiten einen Tag lang in der in der zweiten Spalte angegebenen Flüssigkeit gelegen. In der dritten Spalte ist der Betrag der hierdurch herbeigeführten Verkürzung in Procenten der anfänglichen Länge angegeben, in der vierten die Temperatur, bei welcher innerhalb einer viertel Minute ein merklicher Beginn von Verkürzung stattfand.

| No. | Imbibirte Flüssigkeit | | Verkürzung vor der Erwärmung | Anfangstemperatur |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Wasser | | 6.5 % | 46.5 |
| 2 | " | | " | 46.5 |
| 3 | NaCl | 0.6 % | 9.8 % | 57.0 |
| 4 | " | " | 9.8 % | 58.0 |
| 5 | Rohrzucker | 24 % | 8.5 % | 52.0 |
| 6 | 1 Glycerin + 1 Wasser | | 10.3 % | 49.5 |
| 7 | Milchsäure | 0.5 % | 36.0 % | <15.0 |
| 8 | " | 0.25 % | 39.0 % | <15.0 |
| 9 | Salzsäure | 1 % | 29.0 % | <14 |

## Tab. III b.

Einfluss vorausgegangener thermischer Verkürzung auf die Höhe der Anfangstemperatur, bei gleicher Belastung von 5 g. Die zur bleibenden Verkürzung führende Erwärmung hatte 1—2 Stunden zuvor stattgefunden, die Dauer dieser Erwärmung 5 Minuten betragen, ihre Höhe ist in der 3. Spalte, in der 4. Spalte die durch sie verursachte bleibende Verkürzung in Procenten der anfänglichen Länge angegeben. In der letzten Spalte ist die niedrigste Temperatur verzeichnet, von welcher an Verkürzung bei weiterem Erwärmen eintrat.

| No. | Imbibirte Flüssigkeit | Temperatur-Max. | Erreichte Verkürzung. | Anfangstemperatur |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Wasser | 100° | 65.0% | <9 |
| 2 | „ | 75° | 58.4 | 17° |
| 3 | „ | 55° | 46.4 | 27° |
| 4 | „ | 47.5° | 7.5 | 44° |
| 5 | „ | 45° | 0 | 46.5 |
| 6 | 1 Glycerin + 1 Wasser | 75° | 56 | <14.0 |

## Tab. IIIc.

Einfluss der Belastung auf die Höhe der Anfangstemperatur. Versuchseinrichtung wie in IIIa u. b. Gleiche Stücke derselben E-Saite wurden bei verschiedener Belastung ganz allmählich erwärmt. Vor Beginn der Erwärmung ward jedesmal gewartet, bis der Stand der Hebelspitze sich im Lauf einer Minute nicht mehr merklich änderte.

| No. | Flüssigkeit | Belastung | Anfangstemperatur |
|---|---|---|---|
| 1 | Wasser | 5 g | 46.5 |
| 2 | „ | 15 „ | 49.0 |
| 3 | „ | 25 „ | 55.5 |
| 4 | „ | 40 „ | 59.5 |
| 5 | „ | 100 „ | 63.0 |
| 6 | „ | 140 „ | 73.0 |
| 7 | Na Clo. 6% | 5 „ | 57.0 |
| 8 | „ „ | 100 „ | 73.0 |

## IV.

## Kraftentwickelung bei chemischer und thermischer Verkürzung.

Auch zu diesen Versuchen dienten meist Violin-E-Saiten von 0.6—0.65 mm Dicke. Die benutzten Stücke waren 30 mm lang und wurden unten in der Klemme des Stabes *ab* (Fig. 1. S. 19) festgeschraubt, oben mittels eines Metallhakens in den einen Arm eines 200 mm langen, um eine horizontale Axe drehbaren unbiegsamen Aluminiumhebels eingehängt, gegen dessen anderen Arm eine Stahlfeder wirkte. Durch Anhängen verschiedener Gewichte, von 5—1000 g, an Stelle der Saite waren zuvor die den verschiedenen Spannungen entsprechenden Stellungen der Hebelspitze ermittelt und auf dem Cylinder des Kymographion aufgezeichnet worden. Der Abstand des Angriffspunkts der Saite von der Drehungsaxe war stets so klein, dass bei der gewählten Länge der Saiten (30 mm) eine nur ganz unbedeutende Verkürzung (höchstens 2—3%) erfolgen konnte. Die Bedingungen entsprachen also nahezu reiner Isometrie.

Die Saiten wurden zunächst ungedehnt eingespannt und dann von unten her ein Becherglas über sie geschoben, welches zu Anfang des Versuchs mit der Flüssigkeit gefüllt ward, in der die Quellung, bezüglich die Erwärmung stattfinden sollte. Ehe dies geschah, ward die der Spannung Null entsprechende Horizontale auf den Cylinder geschrieben und danach der Saite eine gewisse Anfangsspannung ertheilt. Von 5 zu 5 Minuten ward der Stand der Hebelspitze auf dem Cylinder registrirt oder bei langsam rotirendem Cylinder die Zeit von 5 zu 5 Minuten notirt, bis im Laufe von 5 Minuten keine merkliche Längenänderung mehr stattfand.

## Tab. IVa.

Kraft der Verkürzung, entwickelt durch Quellung in verschiedenen Flüssigkeiten, bei verschiedener Anfangsspannung und constanter, niederer Temperatur.

| No. | Flüssigkeit | Spannung in g zur Zeit nach Beginn der Quellung 0' | 5' | 10' | 15' | 20' | 25' | 30' | 35' | 40' | 45' | 50' | Procent. Verkürzung am Ende des Versuchs | Temperatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Destill. Wasser | 0 | 10 | 33 | 58 | 68 | 72 | 76 | 77 | 77 | — | — | 0.5 | 14.0 |
| 2 | „ | 105 | 131 | 158 | 183 | 204 | 213 | 220 | 223 | 225 | 226 | 226 | 1.5 | 14.2 |
| 3 | „ | 335 | 322 | 350 | 361 | 364 | 365 | 365 | — | — | — | — | 0.4 | 16.0 |
| 4 | „ | 380 | 372 | 396 | 410 | 417 | 421 | 424 | 426 | 426 | — | — | 0.5 | 15.5 |
| 5 | „ | 450 | 443 | 460 | 470 | 482 | 489 | 492 | 493 | 495 | 496 | 496 | 0.5 | 16.0 |
| 6 | Milchsäure 0.25 % | 0 | 28 | 62 | 81 | 97 | 105 | 110 | 110 | 110 | — | — | 1.3 | 16.7 |
| 7 | „ | 5 | 30 | 41 | 76 | 91 | 100 | 108 | 115 | 115 | — | — | 1.4 | 15° |
| 8 | „ | 215 | 232 | 277 | 310 | 327 | 336 | 343 | 349 | 351 | 351 | — | 1.6 | 16° |
| 9 | „ | 425 | 436 | 460 | 478 | 483 | 489 | 490 | 490 | — | — | — | 0.8 | 16° |
| 10 | „ 0.5 % | 140 | 154 | 198 | 215 | 230 | 242 | 247 | 247 | — | — | — | 1.4 | 15° |
| 11 | „ 2 % | 70 | 132 | 180 | 200 | 215 | 222 | 228 | 232 | 235 | 238 | 240 | 2.4 | 12.5 |
| 12 | Essigsäure 1 % | 0 | 5 | 26 | 55 | 70 | 81 | 88 | 94 | 97 | 102 | 102 | 1.2 | 16.0 |
| 13 | „ | 160 | 200 | 235 | 252 | 262 | 267 | 270 | 270 | — | — | — | 1.3 | 15° |
| 14 | „ | 575 | 563 | 587 | 598 | 600 | 601 | 601 | — | — | — | — | 0.3 | 16° |
| 15 | Kalihydrat 2 % | 0 | 40 | 120 | 162 | 182 | 191 | 196 | 200 | 203 | 204 | 205 | 2.5 | 15.5° |
| 16 | „ | 140 | 152 | 198 | 245 | 266 | 280 | 288 | 296 | 300 | 302 | 302 | 1.9 | 15° |
| 17 | „ | 430 | 448 | 480 | 503 | 527 | 540 | 547 | 553 | 556 | 560 | 560 | 1.5 | 13° |

Aus Tab. IVa ist zunächst ersichtlich, dass die durch Quellung bei gewöhnlicher Temperatur entwickelten verkürzenden Kräfte sehr hohe Werthe erreichen können, viel höhere als kräftigste menschliche Muskeln gleichen Querschnitts bei stärkster tetanischer Reizung würden entwickeln können.

Vergleichung mit den Zahlen in Tab. Ia zeigt, dass im Allgemeinen die Flüssigkeiten, in welchen unbelastete Saiten sich am meisten verkürzen und verdicken, ceteris paribus auch die grösste Kraft bei der Quellung entwickeln.

Vor allem aber liefert die Tabelle die Beweise für die fundamentale Thatsache, dass die durch Quellung entwickelte mechanische Energie, wie die Muskelkraft, innerhalb weiter Grenzen mit der Anfangsspannung wächst.

Dass dieselbe Abhängigkeit von der Anfangsspannung auch bei der thermischen Verkürzung besteht, und zwar nicht nur

bei von vornherein doppelbrechenden Gewebselementen sondern auch bei durch Dehnung erst merklich doppelbrechend gemachten Körpern (elastische Fasern, Kautschuk, Gummi), lehren noch die Versuche der folgenden

## Tab. IV b.

Kraft der Verkürzung, entwickelt durch Erwärmen auf verschiedene Temperaturgrade, bei verschiedener Anfangsspannung.

Die Versuche sind in gleicher Weise wie die von Tab. IVa angestellt. Die Temperaturerhöhung wurde durch allmähliches Erwärmen der Flüssigkeit im Becherglase mittels einer Gasflamme erzeugt.

Die Verkürzungen wurden registrirt und die zugehörigen Temperaturen von 10° zu 10° auf dem Cylinder notirt. Die Anordnung entsprach wiederum den Bedingungen nahezu völliger Isometrie. — Die benutzten Darmsaiten hatten vor Anfang des Versuchs einen Tag lang in derselben Flüssigkeit gelegen, in welcher sie erwärmt wurden.

| No. | Object | Flüssigkeit | Anfangs-spannung | Spannung in g erreicht bei der Temperatur | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80° | 90° | 100 |
| 1 | E-Saite | Wasser | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 28 | 52 | 68 | 72 | 75 |
| 2 | „ | „ | 285 | 270 | 246 | 210 | 180 | 160 | 154 | 165 | 181 | 195 |
| 3 | „ | Glycerin 50% | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23 | 50 | 62 | 64 | 65 |
| 4 | „ | Milchs. 0.25% | 5 | 9 | 11 | 20 | 45 | 72 | 91 | 100 | 109 | — |
| 5 | „ | „ | 90 | 89 | 87 | 84 | 89 | 96 | 118 | 125 | — | — |
| 6 | „ | „ | 125 | 123 | 120 | 116 | 116 | 120 | 148 | 154 | — | — |
| 7 | „ | Essigs. 1% | 5 | 15 | 18 | 25 | 57 | 83 | 98 | 105 | — | — |
| 8 | in Wasser von 100° verkürzt). | Wasser | 0 | 8 | 18 | 25 | 29 | 35 | 42 | 47 | 52 | 60 |
| 9 | „ | „ | 50 | 53 | 56 | 63 | 68 | 79 | 91 | 100 | 112 | 125 |
| 10 | (In Glycerin 50% von 100° verkürzt | Glycerin 50% | 150 | 153 | 161 | 165 | 169 | 173 | 176 | 179 | 181 | — |
| 11 | Ligam. nuchae 4 qmm Quersch. | Wasser | 10 | 20 | 28 | 32 | 38 | 46 | 55 | 61 | 69 | 74 |
| 12 | „ | „ | 100 | 105 | 120 | 132 | 140 | 148 | 155 | 162 | 170 | 174 |
| 13 | „ | „ | 185 | 182 | 190 | 198 | 205 | 215 | 230 | 238 | 245 | 250 |
| 14 | Vulcanis. Kautschuk ca. 2 qmm Querschn. | „ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 15 | „ | „ | 90 | 90 | 92 | 94 | 97 | 101 | 105 | 110 | 118 | 124 |
| 16 | Gummi elastic. ca. 2 qmm Querschnitt | „ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 17 | „ | „ | 175 | 175 | 177 | 180 | 183 | 188 | 190 | 192 | — | — |

## V.

## Unterschiede in der Dehnbarkeit normaler, chemisch und thermisch verkürzter Saiten.

Die Zunahme der Dehnbarkeit von Sehnen bei der Verkürzung durch Quellung und Erwärmen ist eine so auffällige und allgemein bekannte Thatsache, dass es zu ihrem blossen Nachweis keiner neuen Versuche bedarf. Diese werden jedoch nöthig, sobald es sich um speciellere Fragen handelt, wie den Einfluss, den die Art des quellungsfähigen Objects, der imbibirten Flüssigkeit, der Temperatur u. s. w. auf die Grösse und Vollkommenheit der Elasticität ausübt. Bei messenden Versuchen dieser Art machen sich, wie zu erwarten, die Erscheinungen der elastischen Nachwirkung in sehr merklicher Weise geltend. Um ihren Einfluss möglichst zu eliminiren, ist es deshalb nöthig, jedem Dehnungsversuch, bei dem die Wirkung verschieden grosser dehnender Kräfte verglichen werden soll, symmetrische Form und dabei möglichst kurze Dauer zu geben. Ich erzeugte, nach dem Vorgang von J. Marey beim Muskel, die verschiedenen Dehnungen nicht durch Anhängen verschiedener Gewichte, sondern durch wechselnde Spannung einer Stahlfeder, welche am einen Hebelarm wirkte, während das zu dehnende Gewebsstück am andern Arm angriff. Der Feder konnten mittels eines metallenen Excentriks in beliebig rascher Folge alle zwischen 0 und 1000 g gelegenen Spannungen ertheilt und die jedesmal vorhandene Spannung an einem Kreisbogen abgelesen werden, auf dem ein an der Axe des Excentriks befestigter langer Zeiger spielte. Durch Gewichte, welche an Stelle des zu dehnenden Körpers an den anderen Hebelarm gehängt wurden, war zuvor die jeder Stellung des Zeigers entsprechende spannende Kraft bestimmt und so das Instrument graduirt worden.

Es genüge hier einige Versuchsbeispiele mitzutheilen. Die Wichtigkeit des Gegenstands erfordert eine eigne, umfangreiche Untersuchung, deren Ausführung noch viel Zeit erfordern wird und deren Mittheilung hier nicht am Platze sein würde.

## A. Dauernde Zunahme der Dehnbarkeit durch Erwärmen.

Darmsaite von 100 mm Länge und 0.63 Dicke, einen Tag lang in NaCl 10 % erweicht, infolgedessen verkürzt auf 96 mm und verdickt auf 1.0 mm. Ein bei 6 g Anfangsspannung 10 mm langes Stück dieser Saite wird nach einander je 4 mal in auf- und absteigender Folge Belastungszuwüchsen von 25, 50 und 75 g ausgesetzt und die Verlängerungen durch den 6.4 mal vergrössernden Hebel auf dem berussten Cylinder registrirt, dessen Schreibfläche zwischen je zwei Messungen um einige Millimeter vorausrückt (Curven a). Hierauf wird dasselbe Stück unbelastet 5 Minuten lang auf 70° C. erwärmt und wieder auf Zimmertemperatur abgekühlt. Es bleibt dauernd verkürzt, hat




Fig. 4.

nun bei 6 g Belastung nur 7 mm Länge, aber eine Dicke von 2.4 mm. Die durch Belastungszuwüchse von 25, 50 und 75 g erzeugten Verlängerungen werden je 5 mal in auf- und absteigender Reihenfolge bei 6.4maliger Vergrösserung registrirt (Curven b). Jeder einzelne Versuch, 7 Messungen umfassend, beanspruchte etwa 14 Secunden. Zwischen je 2 Versuchen lag eine Viertelminute Pause. Die Curven sind von links nach rechts zu lesen.

Ausmessung der Ordinaten ergiebt die in folgender Tabelle zusammengestellten Werthe. Die Bestimmungen der ersten, dritten u. s. w. Horizontalreihe folgen von links nach rechts, die der 2., 4. u. s. w. von rechts nach links zeitlich aufeinander. An der Spitze jeder Spalte steht die Spannung in Gramm, welche die darunter stehende in Millimetern notirte Erhebung der schreibenden Spitze über die Anfangsstellung hervorbrachte.

## a. Dehnbarkeit vor Erwärmung.

(10 mm Anfangslänge.)

| Versuchsreihe | Dehnende Kraft 0 | 25 | 50 | 75 g |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 0 | 2.2 | 3.4 | 4.3 |
| 2 | 0.5 | 3.0 | 3.8 | 4.4 |
| 3 | 0.4 | 2.6 | 3.6 | 4.3 |
| 4 | 0.3 | 3.1 | 4.0 | 4.4 |
| 5 | 0.3 | 2.6 | 3.5 | 4.3 |
| 6 | 0.3 | 3.1 | 3.8 | 4.3 |
| 7 | 0.3 | 2.6 | 3.5 | 4.3 |
| 8 | 0.3 | 3.1 | 3.8 | 4.3 |
| Mittelwerth: | 0.3 | 2.76 | 3.82 | 4.33 mm |
| entsprechend den absoluten Werthen der Dehnung | 0.007 | 0.431 | 0.597 | 0.675 mm |
| oder in Procenten der Anfangslänge | 0.47 | 4.31 | 5.97 | 6.75 % |

## b. Dehnbarkeit nach Erwärmung.

(7 mm Anfangslänge.)

| Versuchsreihe | Dehnende Kraft 0 | 25 | 50 | 75 g |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 0 | 4.6 | 8.0 | 10.6 |
| 2 | 0.8 | 6.0 | 8.8 | 10.8 |
| 3 | 0.5 | 5.1 | 8.3 | 10.6 |
| 4 | 1.0 | 6.0 | 8.4 | 10.7 |
| 5 | 0.8 | 5.2 | 8.4 | 10.6 |
| 6 | 1.2 | 6.1 | 9.0 | 10.7 |
| 7 | 1.0 | 5.4 | 8.5 | 10.6 |
| 8 | 1.3 | 6.1 | 9.1 | 10.6 |
| 9 | 1.1 | 5.5 | 8.4 | 10.6 |
| 10 | 1.3 | 6.2 | 9.0 | 10.6 |
| Mittelwerth: | 0.9 | 5.62 | 8.64 | 10.64 mm |
| entsprechend den absoluten Werthen der Dehnung: | 0.14 | 0.878 | 1.35 | 1.66 mm |
| oder in Procenten der Anfangslänge | 2.20 | 12.5 | 19.3 | 23.7 |
| und nach Reduction auf gleichen Querschnitt von 1 mm | 4.8 | 30.0 | 46.3 | 56.9 % |

## B. Verschiedene Dehnbarkeit durch Wärme dauernd verkürzter Saiten bei verschiedener Temperatur.

Versuchsbeispiel. Stück E-Saite, durch 4tägiges Liegen in Kochsalzlösung von 0.6 % von 100 auf 90 mm verkürzt und von 0.63 auf 1.3 mm verdickt. Länge des benutzten Stücks, bei der Anfangsspannung von 25 g, 35 mm. Dasselbe wird 5 Minuten in derselben Kochsalzlösung auf 65° C. erhalten: es verkürzt sich auf 29.5 mm (bei 25 g Belastung, unter Verdickung auf 2 mm. Hierauf werden, erst bei 67°, dann bei 17°, Dehnungsversuche in der unter A beschriebenen Weise angestellt. Nur die Mittelwerthe aus je 4 auf- und absteigenden Versuchsreihen sind angegeben:

### a. Dehnung bei 67° (im Wasserbade).

Anfangslänge bei 35 g Belastung ± 30 mm.

| Belastung: | 35 | 45 | 55 | 65 | 75 g |
|---|---|---|---|---|---|
| Verlängerung: | 0 | 0.9 | 1.8 | 2.6 | 3.1 mm. |
| oder in Procenten der anfänglichen Länge: | 0 | 3.0 | 6.0 | 8.7 | 10.3 % |

### b. Dehnung bei 17° C.

Anfangslänge, infolge der Abkühlung auf 33 mm gestiegen, bei 25 g Belastung.

| Belastung: | 25 | 35 | 45 | 55 | 65 | 75 g |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Verlängerung: | 0.25 | 0.50 | 0.72 | 0.90 | 1.1 | 1.2 mm |
| oder in Procenten der Anfangslänge | 0.75 | 1.50 | 2.16 | 2.7 | 3.3 | 3.6 % |

## C. Zunahme der Dehnbarkeit durch Quellung in Milchsäure.

Versuchsbeispiel. Stück einer E-Saite, eine Stunde in Wasser von 18° C. erweicht, von 100 auf 95.5 mm verkürzt, von 0.63 auf 0.9 mm verdickt.

Versuchseinrichtung wie früher, jedoch Hebelvergrösserung 10 mal.

a. Dehnbarkeit vor Einwirkung der Milchsäure.

Länge des benutzten Stücks bei 6 g Anfangsspannung, 10 mm.

| Belastungszuwachs: | 0 | 50 | 100 | 200 | 400 | 750 | 1000 g |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2.0 | 4.0 | 7.3 | 14.0 | 20.5 | 26.5 |
| | 0 | 1.9 | 4.0 | 7.5 | 15.1 | 22.0 | 26.7 |
| Mittlere Dehnung: in Procenten der Anfangslänge von 10 mm. | | 1.95 | 4.0 | 7.4 | 14.55 | 21.25 | 26.6 |

Dasselbe Stück wird jetzt unbelastet zwei Stunden lang in 200 ccm Milchsäure von 0.5% und 17° C gelegt. Es verkürzt sich dabei von 10 auf 7 mm und verdickt sich von 0.9 auf etwa 2.4 mm, bei 6 g Spannung.

b. Dehnbarkeit nach Einwirkung der Milchsäure.

Länge 7 mm. Anfangsspannung 6 g.

| Belastungszuwachs: | 0 | 50 | 100 | 200 | 400 | 750 | 1000 g |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2.0 | 4.0 | 7.0 | 14.6 | 24.3 | 34.2 |
| | 0 | 2.0 | 4.0 | 7.3 | 15.1 | 24.7 | 34.3 |
| Mittlere Dehnung in Zehntelmillimetern: | | 2.0 | 4.0 | 7.15 | 14.85 | 24.5 | 34.25 mm |
| oder in Procenten der Anfangslänge von 7 mm: | | 2.9 | 5.7 | 10.2 | 21.2 | 35.0 | 48.90% |

## VI.

## Einfluss von Erwärmung und Abkühlung auf die Länge todter Muskelfasern.

Die erste Erwärmung geschah, wie in den entsprechenden Versuchen an Sehnen, durch allmähliches Anheizen des mässig belasteten, am 250 mm langen Hebel wirkenden Muskels im Wasserbade, die Abkühlung, deren Beginn in der letzten Spalte der Tabellen mit K bezeichnet ist, jedesmal in der Luft, nach Senken und Entfernen des Wasserbads. Wiedererwärmung (W) erfolgte durch plötzliches Eintauchen in das warme Wasser.

a. Herzkammer von R. esculenta, durch längeres Erwärmen auf 45° C. wärmestarr gemacht. Basis eingeklemmt, in Ventrikelspitze Häkchen, das in 5 mm Abstand von der Hebelaxe angreift. Belastung 3 g. Länge des wirksamen Muskelstücks 10 mm. — Temperatur im Beginn 15° C.

| Zeit | Temperatur | Stand der Hebelspitze | Procentische Verkürzung | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| 10h 42′ | 20° | 0 | — | |
| „ 44′ | 40° | — 4.5 | — | |
| „ 47′ | 68.5° | + 9 | — | |
| „ 48′ | 77.0° | + 12.5 | 10 % | 10h 48′ K |
| „ 48′ 30″ | — | + 7.5 | — | |
| 50′ | — | + 3.0 | — | |
| 51′ 30″ | 68.0° | + 9.2 | 7.4 „ | „ 51′ W |
| 52′ | — | + 3.0 | — | „ 51′ 30″ K |
| 53′ | 60.0° | + 7.2 | 3.4 „ | 53′ W |
| 55′ | — | + 2.3 | — | 53′ 30″ K |
| 56′ | 70.0° | + 7.8 | 6.3 „ | 56′ W |
| 59′ | — | + 0 | — | 56′ 30″ K |
| 11h 0′ | 78.0° | + 11.5 | 9.2 „ | 11h 0′ W |
| 5′ | — | + 1.2 | — | „ 0′ 30″ K |
| 10′ | — | 0 | — | |
| 11′ | 75.0° | + 8.4 | 6.6 „ | „ 11′ W |
| 14′ | — | 0 | — | „ 11′ 30″ K |
| 15′ | 62.0° | + 5.5 | 4.4 „ | „ 15′ W |
| 19′ | — | — 0.3 | — | „ 15′ 30″ K |

b. Sartorius von R. esculenta. Aeusseres Perimysium abgetrennt. 2 Tage an der Luft getrocknet, dann in Aq. destill. aufgeweicht. - Befestigt wie Herz in a. bei 5 g Belastung. — Länge 30 mm.

| Zeit | Temperatur | Stand der Hebelspitze | Procent-Betrag der Verkürzung | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| 10h 4′ | 19.7° | 0 | — | |
| „ 8′ | 59.0° | — 4.1 | — | |
| „ 10′ | 61.0° | — 3.4 | — | |
| „ 15′ | 65.0° | + 4.2 | — | |
| „ 20′ | 68.0° | + 19.0 | — | |

| Zeit | Temperatur | Stand der Hebelspitze | Procent-Betrag der Verkürzung | Bemerkungen. |
|---|---|---|---|---|
| 10h 24′ | 70.0° | + 35.0 | 7.2 | 10h 24′ 10″ K |
| „ 26′ | — | + 26.5 | — | |
| „ 34′ | 20° | 0 | — | „ 32′ Hebel auf 0 eingestellt |
| „ 35′ | 48.2° | + 5.3 | 1.4 | 10h 35′ W |
| „ 37′ | — | 0 | — | „ 36′ K |
| „ 38′ | 45.0° | + 4.0 | 1.1 | „ 38′ W |
| „ 41′ | — | — 0.3 | — | „ 38′ 30″ K |
| „ 43′ | 64° | + 9.3 | 2.5 | „ 43′ W |
| „ 48′ | — | + 1.9 | — | „ 43′ 10″ K |
| „ 49′ 50″ | 80° | + 32.0 | 8.8 | „ 49′ 40″ W |
| „ 50′ | — | + 14.5 | — | „ 50′ K |
| „ 56′ | — | + 12.0 | — | |

c. Adductor femoris von R. esculenta. 2 Tage in Alcohol von 90 % erhärtet. Seit 2 Stunden in Aq. destillata. — 10 mm lang, 5 mm dick. Befestigung wie in b, Belastung 10 g.

| Zeit | Temperatur | Stand der Hebelspitze | Procent-Betrag der Verkürzung | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| 9h 40′ | 17° | 0 | | |
| „ 45′ | „ | — 0.1 | | |
| „ 47′ | 23.0° | — 0.2 | | |
| „ 49′ | 36.0° | — 1.0 | | |
| „ 51′ | 48.0° | — 2.0 | | |
| „ 53′ | 60.3° | — 2.3 | | |
| „ 54′ | 66.0° | — 1.2 | | |
| „ 56′ | 75.0° | + 5.9 | | |
| „ 58′ | 75.5° | + 9.3 | | |
| „ 59′ | 78.0° | + 11.0 | 17.6 % | 9h 59′ 10″ abgekühlt wie oben. |
| 10h 0′ | — | + 7.0 | | |
| „ 1′ | — | + 2.5 | | |
| „ 5′ | 80° | + 7.0 | | 10h 5′ in 80° warmes Wasser getaucht, allmählich weiter erwärmt. |
| „ 6′ | 85° | + 9.0 | | |
| „ 7′ | 90° | + 11.5 | | |
| „ 8′ | 95° | + 14.3 | | |
| „ 9′ | 99.5° | + 17.0 | 13.6 % | |

VII.

## Ueber die Grösse der mechanischen Arbeit, welche bei der thermischen Verkürzung von Kautschuk geleistet werden kann.

Der Zweck dieser Versuche war, zu ermitteln, welcher Bruchtheil der Wärmemenge, die einer bestimmten, durch Dehnung thermisch contractil gewordenen Kautschukmasse von aussen zugeführt wird, bestenfalls in mechanische Arbeit verwandelt werden kann. Hierzu mussten in jedem Versuche bekannt sein die specifische Wärme der benutzten Kautschuksorte für constante Länge, die absoluten Temperaturen, zwischen denen die Erwärmung und Arbeitsleistung stattfand, die Grösse der Belastung und die Hubhöhe.

Für die specifische Wärme ist im Folgenden auf Grund von B. Danilewsky's[1] Bestimmungen an schwarzem Kautschuk, den auch ich benutzte, der Werth von rund 0.5 angenommen. Da es sich für den vorliegenden Zweck nur um Annäherungswerthe handelte, habe ich für die besondere, von mir benutzte Sorte keine eigenen Bestimmungen ausgeführt. Auch falls statt 0.5 ein um 20 % und mehr höherer Werth gesetzt werden sollte, würde dadurch an den Ergebnissen nichts Wesentliches geändert.

Als Material dienten regelmässig prismatische Fäden oder Bänder von Gummi elasticum, wie sie in sehr gleichmässiger Qualität für allerhand praktische Zwecke jetzt überall hergestellt werden. Sie wurden in den im Text beschriebenen Apparat an Stelle der Darmsaite eingespannt: die Länge des die Arbeit leistenden Stücks im unbelasteten Zustande genau gemessen und daraus und aus dem Gewicht eines längeren Abschnittes des gleichen Fadens das Gewicht der bei Erwärmung die Arbeit leistenden Masse berechnet. Dicht neben dem Faden, doch ohne ihn zu berühren, lag die Cuvette eines 100 theiligen Thermo-

---

[1] B. Danilewsky, Thermodynamische Untersuchungen der Muskeln. Pflüger's Archiv. Bd. 21. 1880. S. 109.

meters. Die Erwärmung geschah in der Weise, dass von unten her ein etwa 8 cm hohes, 5 cm weites, mit Wasser der gewünschten höheren Temperatur gefülltes Glasgefäss über die Stange mit dem Kautschukfaden geschoben, nach etwa 1 Minute wieder entfernt und durch ein mit Wasser von Zimmertemperatur gefülltes grösseres Gefäss ersetzt wurde, in dem der Faden etwa 3 Minuten lang, bis zum nächsten Versuch, verblieb. Da die benutzten Fäden bei den Belastungen, die sie zum Zwecke grösstmöglicher Arbeitsleistung erfahren mussten, ziemlich stark, auf das Drei- und Mehrfache ihrer Länge im unbelasteten Zustand, gedehnt wurden und infolge davon sehr dünn waren ($^1/_2$ mm und weniger), genügten diese kurzen Zeiten des Eingetauchtseins, um sie jedesmal hinreichend genau auf die beabsichtigte Temperatur zu bringen. Es ergab sich dies direct aus dem Constantbleiben der Länge gegen Ende jedes Termins.

Die Längenänderungen wurden meist $12^1/_2$ oder 25 mal vergrössert von der Hebelspitze auf berusstem Glanzpapier aufgeschrieben. Die Dehnung erfolgte durch an den längeren Hebelarm angehängte Gewichte. Der Kautschukfaden zog am kürzeren Hebelarm in 2 cm Abstand von der Drehungsaxe. Die, bei gleicher Erwärmung, das Maximum der Arbeit gebenden Belastungen mussten für jedes Object durch Ausprobiren gefunden werden. Auch dies geschah nur in annähernder Weise. Die gefundenen Arbeitswerthe liegen also im Allgemeinen jedenfalls unter dem möglichen Maximum, was unsere Ergebnisse a fortiori beweisend macht. In den Tabellen sind nur solche Versuche aufgenommen, in denen ein wirklicher Kreisprocess stattfand, die Länge des Fadens nach erfolgter Abkühlung auf die Anfangstemperatur bei gleicher Belastung wieder genau die anfängliche war. Dies ist keineswegs immer der Fall, niemals z. B. wenn man zwischen zwei aufeinanderfolgenden Versuchen die Belastung vorübergehend geändert hatte, wie im folgenden Anhang VIII noch näher gezeigt werden wird.

Bei rascher Abkühlung beobachtet man oft, dass das anfangs schnelle Sinken der schreibenden Hebelspitze auf einmal nachlässt und ein kurzes neues Steigen folgt. Offenbar erzeugt das schnell, schneller als die von der Abkühlung abhängige Formveränderung folgen kann, sinkende Gewicht eine Dehnung, welche Wärme und damit vorübergehend Verkürzung erzeugt. Lässt man

diese Bewegungen sich auf dem drehenden Cylinder aufschreiben. so kann man Curven erhalten, welche an die bekannten Zuckungscurven mit Veratrin vergifteter Muskeln erinnern, bei denen im Stadium der sinkenden Energie der ersten, raschen Zuckung eine zweite langsam ansteigende und langsam wieder abnehmende Contraction anhebt. Es verdient wohl geprüft zu werden, ob die Aehnlichkeit beider Fälle bloss eine scheinbare, äusserliche ist.

In den folgenden Tabellen bedeutet P die dehnende Kraft in Grammen. H die Höhe in Millimetern zu welcher dies Gewicht bei der Erwärmung des Fadens von der (absoluten) Temperatur $T_2$ auf $T_1$ gehoben wurde. Q ist die in Mikrocalorien (mcal) ausgedrückte Wärmemenge, welche bei dieser Erwärmung vom Kautschuk im Ganzen aufgenommen wurde. Wenn $Q^1$ die der geleisteten Arbeit PH äquivalente Wärmemenge in mcal bedeutet, s (= 0.5) die specifische Wärme des Kautschuks bei constanter Länge, p das Gewicht des die Arbeit verrichtenden Stücks in Milligrammen, so ist $Q = p \cdot s (T_1 - T_2) + Q^1$. In der letzten Spalte jeder Tabelle ist der Bruchtheil von Q angegeben, welcher thatsächlich vorübergehend in Arbeit verwandelt wurde, in der vorletzten das bei einem umkehrbaren Kreisprocess mögliche Maximum $Q_0 = Q \cdot \frac{T_1 - T_2}{T_2}$.

Die in den Versuchen der Tabelle VII a, b, c benutzten Kautschukfäden waren von genau quadratischem Querschnitt, unbelastet etwas über 1 mm breit. Stücke von 100 mm Länge wogen 0.152 g. Das wirksame Stück, im unbelasteten Zustand immer 4 mm lang gewählt, erforderte daher nach Voraussetzung zur Erhöhung seiner Temperatur um je 1° C., bei constanter Länge, 3.04 mcal, wobei von etwaigen Aenderungen der specifischen Wärme mit der absoluten Temperatur abgesehen wird und für unseren Zweck abgesehen werden darf.

## Tab. VII a.

Grösse des in mechanische Arbeit zu verwandelnden Bruchtheils der Wärme bei thermischer Verkürzung eines und desselben Kautschukfadens bei verschiedener Belastung. Verkürzungen nahezu isotonisch. — Die einzelnen Versuche liegen zeit-

lich weit auseinander und folgten nicht genau in der hier eingehaltenen Ordnung aufeinander. $T_2 = 273 + 20^0 = 293^0$ C.

| No. | P in g | H in mm | $T_1 - T_2$ | Q | $Q^1$ | $Q_0$ | $\frac{Q^1}{Q}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | in mcal. | | | |
| 1 | 75 | 0.12 | 11.0 | 33.7 | 0.02 | 1.30 | 0.0006 |
| 2 | 100 | 1.40 | 12.0 | 36.8 | 0.33 | 1.49 | 0.009 |
| 3 | 150 | 2.24 | 12.0 | 37.3 | 0.79 | 1.52 | 0.021 |
| 4 | .. | 1.92 | 11.0 | 34.4 | 0.68 | 1.41 | 0.020 |
| 5 | 200 | 1.40 | 9.3 | 29.0 | 0.66 | 0.92 | 0.023 |
| 6 | 250 | 1.00 | 10.5 | 32.5 | 0.59 | 1.16 | 0.018 |

Aus Tab. VIIa ist ersichtlich, dass die durch gleiche Erwärmung erzeugten absoluten Verkürzungen mit steigender Belastung anfangs wachsen, später wieder abnehmen, a fortiori also auch die bei der Verkürzung geleistete mechanische Arbeit. Diese erreicht im vorliegenden Falle bei 200 g Belastung 2.3 % der gesammten zugeführten Wärme.

Noch höhere Beträge ergaben die in Tab. VIIb zusammengestellten Versuche. $T_2$ war in Versuch 1 u. 2 und 5 u. 6 $290^0$, in Versuch 3 u. 4 $= 293^0$. — P durchweg = 150 g.

**Tab. VII b.**

| No. | H | $T_1 - T_2$ | Q | $Q^1$ | $Q_0$ | $\frac{Q^1}{Q}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 2.24 | 10.5 | 32.7 | 0.79 | 1.14 | 0.036 |
| 2 | 2.00 | 9.3 | 29.0 | 0.70 | 0.92 | 0.032 |
| 3 | 2.88 | 10.0 | 31.4 | 1.01 | 1.08 | 0.032 |
| 4 | 2.30 | 8.8 | 30.4 | 0.80 | 0.81 | 0.027 |
| 5 | 1.76 | 8.0 | 24.9 | 0.62 | 0.69 | 0.025 |
| 6 | 1.62 | 7.5 | 23.4 | 0.58 | 0.61 | 0.025 |

Laut vorstehenden Zahlen konnte hier bis 3.6 % der zugeführten Wärme in Arbeit verwandelt werden.

Wie sich diese Verhältnisse gestalten, wenn bei gleicher Belastung der Betrag der Wärmezufuhr innerhalb weiterer Grenzen differirt, lehrt näher noch Tab. VIIc. Die Belastung war 225 g, $T_2 = 290^0$. Die Versuche wurden in der Reihenfolge, wie sie eingetragen sind, in Perioden von je 4 Minuten hergestellt.

Tab. VII c.

| No. | H | $T_1 - T_2$ | Q | $Q^1$ | $Q_0$ | $\frac{Q^1}{Q}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 4.24 | 30.0 | 93.4 | 2.24 | 9.1 | 0.024 |
| 2 | 2.80 | 21.0 | 65.3 | 1.46 | 4.5 | 0.022 |
| 3 | 1.44 | 11.0 | 34.5 | 0.76 | 1.3 | 0.022 |
| 4 | 1.32 | 10.0 | 31.1 | 0.70 | 1.1 | 0.023 |
| 5 | 1.32 | 10.0 | 31.1 | 0.70 | 1.1 | 0.023 |
| 6 | 2.32 | 20.0 | 62.0 | 1.23 | 4.3 | 0.020 |
| 7 | 4.72 | 33.5 | 104.2 | 2.40 | 12.7 | 0.023 |
| 8 | 3.04 | 23.0 | 71.5 | 1.60 | 5.6 | 0.022 |
| 9 | 1.32 | 10 | 31.1 | 0.70 | 1.1 | 0.022 |

Es geht aus diesen Zahlen hervor, dass unter den angegebenen Bedingungen die Hubhöhen und damit die Arbeit ungefähr proportional der Differenz $T_1 - T_2$ wuchsen, dass von der zugeführten Wärmemenge also innerhalb der hier eingehaltenen Temperaturgrenzen immer ungefähr derselbe Bruchtheil, etwa 2.2 %, in Arbeit verwandelt wurden.

VIII.

## Einfluss vorausgegangener stärkerer oder geringerer Belastung auf die Grösse der thermischen Verkürzung von Darmsaiten und Kautschukfäden.

Wie unter VII bemerkt, verlängert sich ein thermisch verkürzter Kautschukfaden nicht nothwendig wieder zur anfänglichen Länge, wenn er, bei derselben Belastung, wieder zur Anfangstemperatur abgekühlt wird. War er z. B. zuvor stark gedehnt worden, so zieht er sich jetzt bei Erwärmung stärker zusammen, als er sonst gethan haben würde, dehnt sich dann aber bei Abkühlung und gleicher Belastung nicht mehr zur anfänglichen Länge wieder aus. Die vorausgehende Dehnung hat also in ihm einen Zuwachs an Spannkräften erzeugt und fixirt, welcher bei der folgenden Erwärmung verbraucht werden kann: der Kautschuk ist

gleichsam reizbar geworden, während er zuvor blos contractil war. Er ist in diesem Zustande einer noch jungfräulichen Sehne zu vergleichen. Durch Auslösung dieser durch Dehnung fixirten Spannkräfte mittels Erwärmung gelingt es, auch stark gedehnt gewesenen Kautschuk wieder in solchen Zustand überzuführen, dass er innerhalb weiter Grenzen der Temperatur und der Belastung in thermodynamischem Kreisprocess reagirt. Dabei ist aber sehr bemerkenswerth, dass nach vorübergehender stärkerer Dehnung die thermische Contractilität (für gleiche Belastung) längere Zeit beträchtlich erhöht bleiben kann.

Der Einfluss vorausgehender Entlastung ist in allen Punkten der entgegengesetzte.

Dieselben Erscheinungen, nur in geringerem Grade, zeigen Sehnen, welche durch Quellung oder Erwärmung dauernd verkürzt und kautschukähnlich dehnbar geworden sind.

Es genüge einige Beispiele anzuführen. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, dass beim nämlichen Object der Einfluss einer bestimmten Erwärmung $T_1 - T_2$ auf die Hubhöhe H bei einer gewissen Belastung mehrmals nacheinander, in Intervallen von 4 Minuten gemessen, danach während einer Minute ein schwereres bezüglich leichteres Gewicht angehängt und danach bei der früheren Belastung aufs Neue mehrmals nacheinander wie vorher erwärmt ward. Im Uebrigen war die Einrichtung wie bei den Versuchen von Anhang VII. In der letzten Spalte der Tabellen sind die jedesmal nach Einwirkung der Belastungsänderung, bezüglich nach beendeter Abkühlung zurückbleibenden Längenänderungen (in mm) notirt: Verkürzungen mit —, Verlängerungen mit +.

## Tab. VIII a und b.

Versuche an gequollenen, in kochendem Wasser auf etwa 50 % der anfänglichen Länge dauernd verkürzten E-Saiten.

## Tab. VIII a.

| No. | P in g | H in mm | $T_1 - T_2$ | x in mm | Bemerkungen. |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 15 | 1.44 | 23.5 | 0 | Anfangslänge der Saite in |
| 2 | » | 1.60 | 25.0 | 0 | unbelastetem Zustande 26.4 mm |
| 3 | 150 | — | — | + 1.90 | mit 15 g belastet etwa 29.6 » |
| 4 | 15 | 2.24 | 23.5 | 0.96 | » 150 » » » 34.4 » |
| 5 | » | 1.48 | 25.5 | 0.04 | $T_2$ in Vers. 1—6 = 289° 5. |
| 6 | » | 1.36 | » | 0 | (273 + 16° 5 C. |

Den Einfluss sowohl vorübergehender stärkerer als auch schwächerer Belastung zeigt noch besonders

## Tab. VIII b.

Anderes Stück derselben Saite. unbelastet 26.0 mm lang. $T_2 = 273° + 18° = 291°$ C.

| No. | P in g | H in mm | $T_1 - T_2$ | x in mm | No. | P in g | H in mm | $T_1 - T_2$ | x in mm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 40 | 1.52 | 23.5 | 0 | 11 | 40 | 1.24 | 20.6 | 0 |
| 2 | » | 1.36 | 22.7 | 0 | 12 | 160 | — | — | + 1.12 |
| 3 | » | 1.32 | 22.5 | 0 | 13 | 40 | 2.12 | 20.8 | — 0.72 |
| 4 | 160 | — | — | + 1.74 | 14 | » | 1.24 | 20.6 | 0 |
| 5 | 40 | 2.12 | 21.2 | — 0.80 | 15 | 10 | — | — | — 5.24 |
| 6 | » | 1.32 | 21.0 | — 0.04 | 16 | » | 6.24 | 20.8 | — 3.72 |
| 7 | » | 1.24 | 20.7 | 0 | 17 | 40 | — | — | + 6.24 |
| 8 | 250 | — | — | + 3.60 | 18 | » | 0.48 | 22.0 | + 0.88 |
| 9 | 40 | 2.20 | 20.5 | — 0.84 | 19 | » | 1.12 | 20.7 | + 0.20 |
| 10 | » | 1.36 | 20.7 | — 0.08 | 20 | » | 1.17 | 20.8 | 0 |

In noch viel auffälligerer Weise zeigt sich, wie erwähnt. der Einfluss vorheriger Dehnung, bezüglich Entlastung. beim Kautschuk, und namentlich treten hier auch die dauernden Aenderungen der verkürzenden Kraft sehr stark hervor. Als Beispiel dienen einige Versuche an einem, unbelastet 4 mm langen Stück desselben schwarzen Kautschukfadens, welcher auch zu den unter VII mitgetheilten Versuchen Material geliefert hatte. — $T_2$ war während der ganzen Versuchsreihe 273 + 18° C.

Zwischen Versuch 7 und 8 war eine längere Pause. in der die Belastung 150 g wirkte.

Tab. VIII c.

| No. | P in g | H in mm | $T_1 - T_2$ | x in mm | No. | P in g | H in mm | $T_1 - T_2$ | x in mm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 90 | 0.48 | 21.0 | 0 | 13 | 150 | 2.56 | 21.0 | — 0.32 |
| 2 | » | 0.48 | » | 0 | 14 | » | 2.28 | » | 0 |
| 3 | » | 0.48 | » | 0 | 15 | » | 2.24 | » | 0 |
| 4 | 290 | — | — | + 1.84 | 16 | 250 | — | — | + 5.30 |
| 5 | 90 | 0.80 | 21.0 | — 0.24 | 17 | 150 | 7.68 | 21.0 | — 5.30 |
| 6 | » | 0.51 | » | — 0.08 | 18 | » | 2.32 | » | 0 |
| 7 | » | 0.60 | » | 0.06 | 19 | » | 2.28 | » | 0 |
| 8 | 150 | 0.96 | 20.8 | 0 | 20 | » | 2.26 | » | 0 |
| 9 | » | 0.96 | 21.0 | 0 | 21 | 25 | — | — | — 3.5 |
| 10 | » | 0.96 | » | 0 | 22 | 150 | 1.64 | 21 0 | + 0.09 |
| 11 | 250 | — | — | + 10.4 | 23 | » | 1.68 | » | + 0.01 |
| 12 | 150 | 8.00 | 21.0 | — 6.32 | 24 | » | 1.68 | 21.5 | 0 |

Den vorstehenden Thatsachen entsprechende Erscheinungen sind auch bei lebenden Muskeln zu beobachten. Schon R. HEIDENHAIN[1] bemerkte, dass nach Dehnung eines ruhenden Muskels Arbeit und Wärmeentwickelung ganz regelmässig etwas erhöht waren. In einigen von ihm ausführlicher mitgetheilten Versuchsbeispielen (Froschgastromius, bei 30 g Belastung gereizt vor und nach minutenlanger Dehnung durch 200 g) betrug der durch die stärkere Dehnung erzeugte Zuwachs für die Arbeit wie für die Wärme bis über 10 % des anfänglichen Werthes. Auch in F. SCHENCK's[2] Versuchen konnte »eine kurzdauernde Spannungsvermehrung die Hubhöhe vergrössern.« In Uebereinstimmung hiermit giebt C. G. SANTESSON[3] an, »dass eine isotonische Zuckung unmittelbar nach einer auxotonischen ausgeführt, sehr oft höher ist als eine andere isotonische, welche vor der auxotonischen ausgeführt wurde. Die letztgenannte scheint eine, kurze Zeit dauernde Reizbarkeitserhöhung zu verursachen.« J. VON KRIES[4] hebt her-

[1] a. a. O. S. 83.

[2] F. SCHENCK, Beiträge zur Kenntniss von der Zusammenziehung des Muskels. PFLÜGER's Archiv. Bd. 50. 1891. p. 173.

[3] C. G. SANTESSON. Studien über die allgemeine Mechanik des Muskels. Skand. Arch. für Physiol. Bd. III. 1891. p. 408.

[4] J. VON KRIES, Untersuchungen zur Mechanik des quergestreiften Muskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiologie. 1880. p. 348.

vor, dass am Ende der ersten Zuckung nach vorausgegangener Dehnung »der Muskel seine Anfangslänge nicht wieder erreicht, sondern erheblich kürzer bleibt. Auch die zweite Zuckung zeigt häufig noch dieselbe Eigenschaft, in geringem Grade oft auch noch mehrere (es hängt dies von der Stärke der vorausgegangenen Dehnungen und von der Stärke der Zuckungen ab).« Man vergleiche hierzu die Zahlen in der letzten Spalte unserer Tabellen, welche dasselbe für Sehnen und Kautschuk lehren.

---

Druck von Breitkopf & Hartel in Leipzig

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

**Abhandlungen** über den Speichel von C. Ludwig, E. Becher und Conrad Rahn. (1851). Herausgegeben von M. v. Frey. Mit 6 Textfiguren. (Ostwald's Klassiker Nr. 18.) 8. 1890. geb. *M* —.75.

**Czermak, Joh. N.,** Gesammelte Schriften. In zwei Bänden. Mit 30 lith. Taf., 105 Fig. in Holzschnitt u. der Photographie Czermaks. gr. 8. 1879. eleg. geb. *M* 32.—.

1. Band. Wissenschaftliche Abhandlungen. *M* 24.—.
2. „ Biographie von Ant. Springer. Populäre Vorträge und Aufsätze. *M* 8.—.

**Ebner, V. v.,** Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Mit 8 Holzschnitten. gr. 8. 1882. *M* 6.—.

**Engelmann, Th. Wilh.,** Untersuchungen über den Zusammenhang von Nerv- und Muskelfaser. Mit 4 Kupfertaf. 4. 1863. *M* 6.—.

**Frey, Heinr.,** Das Mikroskop und die mikroskopische Technik. 8. vermehrte Aufl. Mit 417 Fig. in Holzschnitt u. Preisverzeichnissen mikroskopischer Utensilien. gr. 8. 1886. geh. *M* 9.—; geb. *M* 10.50.

**Helmholtz, H.,** Über die Erhaltung der Kraft. (1847). (Ostwald's Klassiker No. 1.) 8. 1889. geb. *M* —.80.

**Mach, E.,** Grundlinien d. Lehre von den Bewegungsempfindungen. Mit 18 Holzschn. gr. 8. 1875. *M* 3.—.

**Ranke, Johs.,** Grundzüge der Physiologie des Menschen mit Rücksicht auf die Gesundheitspflege und das praktische Bedürfniss der Ärzte und Studirenden. Zum Selbststudium bearbeitet. 4. umgearbeitete Auflage. Mit 274 Holzschnitten. gr. 8. 1881. geh. *M* 14.—; geb. *M* 15.60.

**Rollett, Alex.,** Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie an der Universität in Graz. 1.—3. Heft. Mit 8 lithogr. Taf. gr. 8. 1870—73. *M* 17.—.

1. Heft. I. Rollett, Alex., Über Zersetzungsbilder der rothen Blutkörperchen. Mit Taf. A. Fig. 1 u. 2. — II. Ebner, Victor von, Über den Bau der Aortenwänd, besonders der Muskelhaut derselben. Mit Taf. B. u. C. Fig. 1—17. — III. Kutschin, Const., a. Kasan, zur Entwickelung des Knochengewebes. Mit Taf. C. Fig. 1. 2. — IV. Dobroslavin, Alexis, a. Petersburg, Beiträge zur Physiologie des Darmsaftes. — V. Golubew, Alex., a. Petersburg, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Batrachier (das Ei von Bufo cinereus zur Zeit der Entwickelung der Rusconi'schen Höhle). Mit Taf. D. Fig. 1—7. — VI. Ryneck, Alex., a. Petersburg, Zur Kenntniss der Stase des Blutes in den Gefässen entzündeter Theile. Mit Taf. A. Fig. 1. 2. 1870. *M* 7.—.
2. Heft. VII. Rollett, A., Über Elementartheile und Gewebe und deren Unterscheidung. — VIII. Rollett, A., Bemerkungen zur Kenntniss der Labdrüsen und der Magenschleimhaut. Mit Taf. E. — IX. Rollett, A., Ein compendiöser Batterieumschalter. Mit 4 Holzschnitten. — X. Ebner, V. v., Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. Mit Taf. F. u. einem Holzschnitt. — XI. Bodyrew, M., a. Kasan, Über die Drüsen des Larynx und der Trachea. Mit Taf. G. — XII. Glax, Jul., Über die bei fortgesetzter Verabreichung geringer Mengen von Curare auftretenden Erscheinungen. — XIII. Lott, G., Über das Flimmerepithel der Uterindrüsen. 1871. *M* 7.—.
3. Heft. XIV. Rollett, A., Über die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. — XV. Lott, Gust. Über den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien. Mit Taf. H. — XVI. Rollett, A., Über eine neue Einrichtung der konstanten Zinkkupferkette. Mit 2 Holzschn. — XVII. Klemenjiewiz, R., Zur Demonstration des Pulses mittelst der Flamme. Mit 2 Holzschn. 1873. *M* 3.—.

**Weber, E. H.,** Über die Anwendung der Wellenlehre auf die Lehre vom Kreislaufe des Blutes und insbesondere auf die Pulslehre. (1850). Herausgeg. von M. v. Frey. Mit 1 Tafel. (Ostwald's Klassiker Nr. 6.) 8. 1889. geb. *M* 1.—.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

COLUMBIA UNIVERSITY LIBRARIES

This book is due on the date indicated below, or at the expiration of a definite period after the date of borrowing, as provided by the rules of the Library or by special arrangement with the Librarian in charge.

| DATE BORROWED | DATE DUE | DATE BORROWED | DATE DUE |
|---|---|---|---|
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| C28(1141)M100 | | | |

QP321

En3
1893

Engelmann